BEITRÄGE ZUR

ANATOMIE DER PHYSIOLOGISCHEN SCHEIDEN DER PTERIDOPHYTEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

HANS MAGER

AUS LAUBAN IN SCHLESIEN.

MARBURG.

1907.

BEITRÄGE ZUR

ANATOMIE DER PHYSIOLOGISCHEN SCHEIDEN DER PTERIDOPHYTEN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT MARBURG

VORGELEGT VON

HANS MAGER

AUS LAUBAN IN SCHLESIEN.

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

MARBURG.
1907.

Von der Fakultät als Dissertation angenommen am 16. Januar 1907.

Referent: Herr Prof. **Arthur Meyer.**

Mit 4 Tafeln erschienen in der „Bibliotheca botanica", Stuttgart 1907.
E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele) Stuttgart.

Chr. Belsersche Buchdruckerei, Stuttgart.

I. Einleitung.

Wie schon in der Arbeit von Rumpf (Bibliotheca botanica Heft 62, 1904, S. 3) mitgeteilt wurde, sind seit einigen Jahren eine Reihe von Schülern des Herrn Prof. Arthur Meyer mit der Bearbeitung der Anatomie der Epidermis, Rhizodermis, Hypodermis der Wurzel und Achse, jetzt auch der entsprechenden Zellformen der Blätter der höheren Pflanzen beschäftigt. Die letzte der schon veröffentlichten Arbeiten ist die von Heinrich Müller (Bot. Zeitg. 1906).

Das Thema zu der vorliegenden Arbeit, die unter der Leitung des Herrn Prof. Arthur Meyer ausgeführt wurde, ist schon im Jahre 1903 gestellt worden. Zuerst habe ich im Anschluss an die Arbeit von Rumpf (1904), allerdings bezüglich der Behandlung der Achsen und einiger Blätter über diese hinausgehend, die Marsiliaceen und Salviniaceen bearbeitet. Den Abschluß dieser die Filicales betreffenden Arbeiten wird eine Abhandlung des Herrn Paul Baesecke bilden, welche im Marburger Institut eben (1907) vollendet worden ist. Weiter bearbeitete ich die Selaginellaceen, Lycopodiaceen, Psilotaceen und Isoëtaceen. Die Punkte, auf deren Darstellung hauptsächlich eingegangen wurde, waren das Spitzenwachstum und die Verzweigung von Wurzel und Achse und die Entstehung der Nebenwurzeln, immer mit Beziehung auf Entstehung, Entwicklung und Verhalten von Epiblem, Epidermis, Hypodermis, Rinde und Endodermis, ferner auf eingehende Beschreibung dieser Gewebe in topographischer und mikrochemischer Hinsicht. Auf die Schilderung des mikrochemischen Verhaltens wurde besondere Sorgfalt verwendet.

Die Untersuchungen von Kroemer und Müller (1903, 1906, Angiospermenwurzel) und von Rumpf (1904, Filicinenwurzel) haben zu einer Reihe von genaueren Begriffsbestimmungen und zu Auffassungen geführt, die mit einigen neu formulierten hier zum besseren Verständnis des speciellen Teiles kurz besprochen werden sollen.

Gehen wir von dem definitiven Baue der Wurzel aus (Arthur Meyer 1907, S. 56), so nennen wir jetzt die äußerste Zelllage der Wurzel Rhizodermis oder Wurzelhaut. Ihr Bau ist besonders durch die Untersuchungen Kroemers (1903) genauer bekannt geworden. Bei den Angiospermen besteht diese Rhizodermis entweder aus Epiblemzellen (Aufzellen, Kroemer, S. 12) und ist dann normalerweise ein einschichtiges Epiblem, selten ein mehrschichtiges Aufzellengewebe (Kroemer, S. 26), oder besteht aus Velamenzellen und wird dann Velamen genannt.

Bei den von mir untersuchten Pflanzen kommen, wie bei den Filicinen (Rumpf 1904), nur normale Epiblemzellen vor. An den Rhizomen von Psilotum, die ähnlich wie Wurzeln funktionieren müssen, sehen wir wenigstens die „Wurzelhaare" kutikulafrei werden, und dadurch die Epidermiszellen sozusagen in Epiblemzellen übergehen.

Unter der Rhizodermis befindet sich oft eine besonders ausgebildete Schicht, die man als Wurzelhypodermis bezeichnen kann. Deren wichtigste, bei den Angiospermen sehr häufig vorhandene Art ist

die aus Interkutiszellen bestehende Interkutis, bei der Kroemer (1903, S. 32, 37, 40) einheitliche, Kurzzellen- und gemischte Intercuten unterscheidet. Wie wir sehen werden, kommen den Selaginellaceenwurzeln allein unter allen Pteridophyten Interkuten zu, die zu den einheitlichen zu rechnen sind, daneben auch parenchymatische Hypodermen verschiedener Art. Collenchym-Hypodermen und Φ-Zellen-Hypodermen wurden nur bei den Angiospermen beobachtet.

Wie später ausgeführt wird, kann man das von der Hypodermis und Endodermis begrenzte Gewebe als mittleres Rindengewebe bezeichnen. Es besteht meist aus Parenchym- oder Sklerenchymzellen, letztere verschiedenartig angeordnet, entweder möglichst nahe an das Epiblem oder an die Endodermis herantretend oder in der Mitte des Rindengewebes liegend.

Es folgt auf dieses die Endodermis (Kroemer 1903, S. 83, 87, Arthur Meyer 1907, S. 33, 51), die stets nur aus Endodermzellen besteht, und die einen Primär-, Sekundär- und Tertiärzustand aufweisen kann. Eine Endodermis fehlt überhaupt nur den Lycopodiaceen (Kap. IV). Der Primärzustand ist überall der normale; Abweichungen zeigen nur die Blätter der Isoëtaceen (Kap. VI). Die von Rumpf (1904, S. 25) für gewisse Fälle beschriebene halbseitige Ausbildung der Suberinlamelle der Sekundärzellen fand ich wieder bei Pilularia. Während die Suberinlamelle der Angiospermen und Filicinen keine Grundlage besitzt und in Glycerin unschmelzbar ist, konnte ich bei Selaginella in gewissen Fällen das Vorhandensein von Kohlehydratgrundlagen der Sekundärlamellen, also kutisierte Lamellen, nachweisen; ferner zeigten sich die Suberinlamellen von Marsilia in heißem Glycerin schmelzbar. Eine Tertiärendodermis, die sonst bei den Pteridophyten allgemein fehlt, fand ich bei Arten von Selaginella. In bezug auf das Auftreten von Plasmaverbindungen in der Endodermis und auf die feinere Structur des Casparyschen Streifen konnte ich unsere Kenntnis erweitern (Kap. V).

In der Achse der Monocotyledonen kommen nach Müller (1906, S. 21) unter der typischen Epidermis Interkuten vor, und ein Centralcylinder wird häufig ebenfalls durch eine Endodermis abgeschlossen. Peridermbildung ist häufig. Nach dem Vorhandensein von verkorkten Scheiden konnte Müller 12 Typen unterscheiden. Bei den von mir untersuchten Achsen der Pteridophyten fehlen Hypodermen und Periderm völlig. Die Endodermis ist eine Primär- (Typus 4 bei Müller 1906, S. 21) oder Sekundärendodermis. Die Endodermis fehlt bei Lycopodium ganz, und, soweit bis jetzt untersucht, bei Isoëtes in der Achse.

Über folgende Begriffe: Rinde, Plerom, Periblem, Pericambium, Pericykel bei Wurzeln und Achsen sollen hier einige Erörterungen Platz finden, da im Laufe der Untersuchungen hierauf bezügliche neue Gesichtspunkte zu Tage getreten sind.

Mit dem Namen R i n d e bezeichnet man ganz verschiedene Teile der Wurzeln und Achsen, so z. B. mit „primärer" Rinde die Rinde der Monocotyledonenwurzel und -Achse, die primäre oder Außenrinde der Dicotylen-Achsen, die primäre Rinde der Dicotylen-Wurzeln, mit „secundärer" Rinde die der Dicotyledonen (Arthur Meyer 1906, S. 94, 96, 192). Für uns kommt hier der Begriff der primären Rinden allein in Betracht, über dessen Definition Herr Prof. Arthur Meyer folgendes bemerkt:

„Es mag hier zur Orientierung über meine Auffassung des Begriffes der primären Rinde die Besprechung der primären Rinde der Wurzeln in den Vordergrund gestellt werden, da die eingehende Heranziehung der Achsenrinde, über die noch mancherlei zu untersuchen ist, zu weitläufig werden würde.

Die Wurzeln, ähnlich die Achsen, besitzen meist eine Endodermis, wie man jetzt, nachdem wir den Begriff der Endodermzellen (Praktikum S. 51) scharf gefaßt haben, jede aus Endodermzellen bestehende Scheide nennen darf. (Ich mache darauf aufmerksam, dass auf S. 56 des Praktikums zweimal fälschlich Endodermiszelle statt Interkutiszelle steht; die Interkuten bestehen niemals aus Endodermzellen.) Nun wird in dieser Arbeit mit Sicherheit gezeigt werden, daß die Wurzeln der Lycopodiaceen keine Endodermis besitzen. In diesem Falle ist, wie gezeigt werden wird, keine Rindengrenze festzulegen. Centralcylinder und Rinde gehen in einander über, und man kann dann ebensogut die äußere Partie des Wurzelgewebes peripheres Wurzelgewebe wie peripheres Leitbündelgewebe nennen. Dennoch wird es zweckmäßig sein, die äußere Gewebepartie auch hier Rinde zu nennen. Sie ist ja wohl mit denselben Funktionen betraut, wie das „Rindengewebe mit Ausschluß der Endodermis" der übrigen Wurzeln. Sie soll wie diese Partie die Stoffe durch das Epiblem aufnehmen, eventuell durch Bildung von Skleren-

chymscheiden stützen, in den Parenchymzellen Reservestoffe speichern etc. A n a l o g kann man also beide Gebilde setzen. Ob aber die Wurzelrinden aller Pflanzengruppen h o m o l o g sind, wissen wir nicht. Die Wurzeln sind schon sehr früh im Laufe der phylogenetischen Entwicklung des Pflanzenreiches entstanden, vielleicht wohl schon vor der Silurzeit; es ist danach kaum zu erwarten, daß wir über ihre phylogenetische Entwicklung etwas Sicheres erfahren werden. Es ist kaum anzunehmen, daß sie nur einmal entstanden sind, und wir wissen nicht, ob sie immer gleichartig entstanden sind. Sie könnten aus Blattanlagen entstanden sein oder aus Achsenanlagen, oder ausgegliedert worden sein, ehe Achse und Blatt differenziert worden ist; die große Übereinstimmung zwischen den Wurzeln von Azolla und den Wasserblättern von Salvinia macht es durchaus wahrscheinlich, daß die Wurzel von Azolla ursprünglich aus Blattanlagen entstanden ist, und vielleicht haben die Appendices der Lepidodendraceen einen gleichen phylogenetischen Ursprung. In dem Fehlen der Endodermis bei den Lycopodiaceen dokumentiert sich vielleicht eine von der aller anderen Wurzeln abweichende Phylogenie. Noch weniger wissen wir danach selbstverständlich, ob Achsenrinde und Wurzelrinde homologe Organe sind. Vielleicht ist es zweckmäßig, hier die Frage nach der phylogenetischen Bedeutung des Baues des Vegetationspunktes der Wurzel auch kurz zu erörtern. Von vornherein ist zu betonen, daß für die Pflanze, die fast aus jeder Parenchymzelle jedes Organ, ja selbst die ganze Pflanze zu erzeugen vermag, das biogenetische Grundgesetz nur in den seltensten Fällen und dann auch nur mit großen Einschränkungen Geltung haben kann. Es würde danach wohl kaum ein zwingender Beweis für die Homologie aller Wurzeln sein, wenn bei allen Wurzeln das Meristem für Centralcylinder und Rinde völlig von einander getrennt sein würde, nur würde uns diese Tatsache erlauben, den Begriff der Rinde schärfer zu fassen. Schoute (Die Stelärtheorie, 1903) hat diese Materie zuletzt behandelt. Er sucht die Frage zu entscheiden, ob Plerom und Periblem mit Rinde und Centralcylinder übereinstimmen (S. 34). Die Rinde definiert er wie wir (S. 2, 3, 6). Bezüglich der Begriffe Plerom und Periblem schließt er sich an Hansteins Auffassung an, betont aber (S. 23), daß Hanstein selbst die Grenzen zwischen Plerom und Periblem nicht scharf gezogen habe. Schon diese Tatsache allein genügt, den Schluß zu ziehen, daß nicht in allen Fällen, in denen Rinde und Centralcylinder durch eine Endodermis s c h a r f begrenzt erscheinen, das Plerom und Periblem im Sinne Hansteins die scharf begrenzten Meristeme für Rinde und Centralcylinder sein können. Daß in der Tat die centrale Meristemmasse eines Vegetationspunktes, die man mit Hanstein als Plerom bezeichnen dürfte, nicht der scharf begrenzte jugendliche Centralcylinder zu sein braucht, geht mit Sicherheit aus der sorgfältigen Untersuchung Schoutes über die Achsenspitze von Hippuris hervor. Dort findet Schoute im Vegetationspunkte einen kleinzelligen, centralen Meristemkegel mit wenig scharfer Grenzlinie, den er, wie herkömmlich, für Plerom erklärt. Er findet dann, daß aus einer in der Peripherie dieses Komplexes, des sogenannten Pleroms, liegenden bogenförmigen Zellreihe etwa drei Zellreihen entstehen, von denen die innerste zur Endodermis wird. Es umschloß also in der Tat das „Plerom“ noch eine Rindeninitiale. Es geht also aus dieser Untersuchung mit Sicherheit hervor, daß man der centralen Meristemmasse nicht ansehen kann, was daraus wird. Die Namen Plerom und Periblem, die solche aus den direkten Ansehen erschlossene, scheinbare scharfe Differenzierungen in den Vegetationspunkten bezeichnen sollten, sind deshalb fallen zu lassen.

Es fragt sich nun, wie wir vorgehen wollen, um die tatsächlichen Verhältnisse zu erforschen, die die Rindengrenze in der Wurzelspitze, und in der Nähe oder im Meristem des Vegetationspunktes zeigt, wie sich speziell auch die Endodermis da verhält. Da scheint es am zweckmäßigsten zu sein, wenn wir zuerst die Verhältnisse bei Wurzeln (ev. auch der Achsen) mit Endodermen untersuchen. Wir müssen dann folgende Fragen besonders ins Auge fassen.

1. Wie hoch hinauf läßt sich in der Wurzelspitze der Casparysche Streifen, also das Merkmal der Primärendodermis verfolgen? Über diese Frage haben schon Russow, Strasburger, de Vries, Kroemer (1903, S. 94 etc.), Schoute (1903, S. 46, 47), Müller (1906, S. 56) Beobachtungen gemacht. Letzterer fand den Streifen bei Convallaria, die er besonders genau untersuchte, in Sommerwurzeln bei 1,2—1,5 mm, in Winterwurzeln bei 0,8—1,3 mm Spitzenabstand, ungefähr gleichzeitig mit der ersten Anlage der Tracheen. Ähnlich fand Rumpf (1904, S. 32, 34) diesen Spitzenabstand zu 1 mm (Onoclea), 1,4 mm (Pteris), 5,5 mm (Struthiopteris).

2. Gliedert die Endodermis nach Anlegung des Casparyschen Streifens noch Zellen nach der Rinde oder dem Leitbündel zu ab? Es scheint nach unseren jetzigen Kenntnissen, als geschähe das nicht.

3. Wie hoch hinauf nach dem Meristem des Vegetationspunktes zu läßt sich eine kontinuierliche Fortsetzung der Endodermis (eine Embryonalzone) noch nachweisen, deren Zellen sich nur noch durch Radialwände teilen?

4. Hat die embryonale Endodermis mit Rindenzellen oder mit Leitbündelinitialen oder mit beiden eine gemeinsame Initiale? Für einige Fälle wird diese Frage nachher behandelt werden.

Wenn diese Verhältnisse geklärt sind, so bleibt über der Embryonalzone der Endodermis und ungefähr über der Embryonalzone jeder anderen Gewebeart ein Meristemkomplex übrig, der aus „Meristemzellen" besteht und die besondere biologische Funktion hat, für die zweckmäßige Ergänzung des Materials von Rinde und Leitbündel sowie der Wurzelhaube zu sorgen. Wir wissen, daß dieser Vegetationspunkt sehr verschiedenartig gebaut sein kann. Vorzüglich treten uns bei den Angiospermen verschiedene Typen entgegen, deren besondere physiologische und biologische, ja selbst phylogenetische Bedeutung nur ganz mangelhaft untersucht ist. —

Van Tieghem und nach ihm andere haben eine Geweberegion, die sich unter der Endodermis der Wurzeln und Achsen oder ungefähr an deren Stelle bei endodermfreien Organen befindet, als Pericykel bezeichnet. Diese Geweberegionen würde man nur dann als homologe Gebilde betrachten können, wenn man der Meinung wäre, alle primären Rinden aller Pflanzengruppen seien homologe Gebilde. Wir haben gesehen, daß diese Ansicht nicht bewiesen ist, vermutlich unrichtig ist. Aber diese Geweberegionen sind noch nicht einmal analoge Gebilde, denn sie sind, wie unten gezeigt werden wird, sehr verschieden anatomisch gebaut und dementsprechend leisten sie auch Verschiedenes. Deshalb ist es durchaus unzweckmäßig, sie mit einem Namen zu belegen und ihnen einen morphologischen oder biologischen Wert zuzuerkennen, den sie gar nicht besitzen. Auch der Name Pericambium ist nicht einmal für die Wurzeln der Angiospermen beizubehalten, für die man eine Homologie der betreffenden Geweberegionen wohl annehmen darf.

Anschließend an diese Auseinandersetzung will ich die Entwicklungsgeschichte der Begriffe Pericambium und Pericykel besprechen. Die Stelle bei Naegeli und Leitgeb, der der Begriff Pericambium seine Entstehung verdankt (1868, S. 83), sei zunächst angeführt. Bei der Besprechung des Spitzenwachstums der Wurzel der Gefäßkryptogamen mit dreiseitiger Scheitelzelle wird dort gesagt, aus der Leitbündelinitiale (der innersten der drei ersten Teilzellen des Segmentes) der Wurzel entstehe „ein aus einer oder zwei (seltener mehr) Zellenschichten gebildeter Mantel, welcher das übrige Cambium*) umhüllt und dessen Zellen sich von den innerhalb gelegenen Cambiumzellen immer durch ihre Größe und ferner auch dadurch auszeichnen, daß sie in radialer Richtung etwas verlängert sind (Taf. XV, Fig. 2 p; Taf. XIV, Fig. 8, 9, 10 p). Sie lassen sich also, wenn sie überhaupt vorkommen, in allen Fällen schon nach diesen Merkmalen erkennen, was ferner auch dadurch erleichtert wird, daß sie immer außerhalb der Gefäße und der im Alter ihre Wandungen verdickenden Cambiumzellen gelegen sind. Auch im Längsschnitte sind sie in vielen Fällen dadurch ausgezeichnet, daß ihre Zellen infolge häufiger eintretender Querteilungen eine geringere Länge zeigen, als die benachbarten Rinden- und Cambiumzellen (Taf. XV, Fig. 3 u. 7 p). Dieser außerhalb der Gefäße liegende ein- oder mehrschichtige Ring weiter Cambiumzellen ist auch bei den Phanerogamen sehr häufig vorhanden, und spielt dort bei der Anlage von Seitenwurzeln eine wichtige Rolle. Wir wollen ihn in Zukunft als Pericambium bezeichnen." Van Tieghem (1871, S. 60, 52) gebraucht den eindeutigen und klaren Namen „periphere Schicht des Centralcylinders" bei den Wurzeln der Farne, „die Naegeli und Leitgeb unter dem Namen Pericambium beschrieben haben". Diese periphere Schicht bei den Phanerogamenwurzeln will er rhizogene Schicht nennen, da in ihr die Wurzelzweige entstehen. Der Begriff wird also damit erweitert durch das stärkere Betonen der physiologischen Leistung in seiner Definition.

Erst de Bary übernimmt die neue Bezeichnung Naegeli und Leitgebs anläßlich der Besprechung des Leitbündelbaues (1877, S. 365): „Außen bildet in den meisten Fällen eine aus Parenchym bestehende,

*) Cambium, Cambiumzellen bedeutet hier das Meristem des Leitbündels.

meist einschichtige, seltener zweischichtige, selten mehrschichtige ununterbrochene Lage die Grenze des ganzen Bündels gegen die Endodermis. Naegeli und Leitgeb haben diese Grenzlage bei den Farnen Pericambium genannt, welchen Namen sie hier auch für diejenigen Fälle führen mag, wo wie bei Equisetum ihr Ursprung ein anderer ist als in jenen, für welche der Name zuerst eingeführt wurde. Bei Monocotyledonen sind übrigens die Fälle nicht selten, wo die äußersten Gefäße direkt an die Endodermis grenzen, das Pericambium also an jeder Gefäßplatte unterbrochen ist und nur die Siebstrahlen umzieht."

Von Naegeli und Leitgeb wurde also der Begriff des Pericambiums nur für den Fall geschaffen, bei dem eine morphologische Differenzierung zwischen dem Baue des peripheren Gewebes des jugendlichen Leitbündels und dem inneren Parenchym des letzteren vorhanden war; sie haben aber den Namen schon auf eine topographisch gleiche Schicht der Phanerogamen übertragen. De Bary hat dann den durchaus unzureichend definierten Namen benutzt, obgleich er ihm anscheinend keine Bedeutung beimaß, denn er sagt weiter (S. 416): „Rein conventionell, aber . . . . genetisch und im Interesse der Anschaulichkeit begründet ist es ferner, wenn Pericambium und die Parenchymschichten innerhalb der Endodermis der concentrischen Farnbündel zu dem Strange gerechnet und nicht als besondere Scheiden betrachtet werden." Die Definition des Begriffes ist bei de Bary nicht schärfer geworden. Das von Naegeli und Leitgeb benutzte anatomische Merkmal stimmt nicht für die Angiospermen, denn die betreffenden Zellen bilden nicht immer einen „ein- oder mehrschichtigen Ring weiter Cambiumzellen", sondern dieser Ring kann unterbrochen sein und kann aus Sklerenchym bestehen, wie de Bary selbst bekannt war. Von einer wurzelerzeugenden Tätigkeit dieser Zone sagt er nichts.

Van Tieghem ließ den Begriff des Pericambiums in dem seines „Pericykel" aufgehen. Wie erwähnt, nannte er Naegeli und Leitgebs Pericambium bei den Farnwurzeln „periphere Centralcylinderschicht" (1871, Symmetrie de structure etc. S. 52, 68), bei den Phanerogamenwurzeln „membrane rhizogène" (ebenda S. 124, 189, 282). Dann (1872, S. 111) fand er, daß diese rhizogene Schicht der Keimpflanze an der Übergangsstelle der Wurzel in die Achse in letztere sich fortsetzt und an ihrer Außenseite zum Ursprungsort der Nebenwurzeln, an ihrer Innenseite zum Interfascicularcambium wird; den Tracheenteilen der Achse gegenüber ist sie aber in diesem Falle unterbrochen. Van Tieghem sprach dann 1882 (Sur quelque points etc. S. 280) bei der Achse der Cucurbitaceen zum erstenmale von Pericykel: „Um abzukürzen, wollen wir diese Zone von Verbindungsgewebe (zone conjonctive), die zwischen Endodermis und Leitbündel liegt, Pericykel nennen." Dieser Pericykel bildet mit dem Mark und den Markstrahlen das „tissu conjonctif" des Centralcylinders und kann bestehen aus Parenchym oder Sklerenchym, oder kann aus beiden gemischt sein. Ein Eingehen auf eine Entwicklungsgeschichte weist van Tieghem jedoch deutlich zurück: er habe absichtlich nur das ausgebildete Stadium berücksichtigt (Bull. soc. botan. de France, tome 33, 1886).

Van Tieghems Definition in seinem Traité de botanique (1891, I, S. 674) lautet, zunächst in bezug auf die fertige Wurzel: „Le cylindre central commence par une assise de cellules à parois minces, sans plissements ni subérisation, abondamment pourvues de protoplasme, alternant avec celles de l'endoderme auxquelles elles sont intimément unies: c'est le pericycle." Das physiologische Merkmal, die Bildung der Wurzelzweige, von dem er ausgegangen war, ist hier nun ganz fortgefallen. Als hauptsächliche „Modificationen" im Pericykel gibt er dessen Fehlen und Unterbrochensein in gewissen Fällen an; es kann seine Zellen tangential teilen und eine mehr oder weniger dicke Schicht bilden; es behält gewöhnlich seine dünnen Wände, indessen ist es nicht selten, daß die Zellen wie die der Endodermis sklerenchymatisch werden, aber später als diese. Man sieht, daß van Tieghem auf die Entwicklungsgeschichte nun doch eingeht. Ebenso verfährt er bei der Beschreibung des Pericykels der fertigen Achse (S. 739); seine Definition lautet: „Le cylindre central commence par une assise de cellules alternes avec celles de l'endoderme, dont la membrane mince et sans plissements n'est pas subérisée; c'est le pericycle." Auch für diesen Achsenpericykel gibt er eine Reihe von anatomischen Veränderungen (modifications) an (S. 735): „Der Pericykel vermehrt sehr oft seine Zellen durch Tangentialteilungen . . . . . Er kann gänzlich parenchymatisch bleiben . . . . Er kann sich in zwei Zonen differenzieren: die äußere, sklerenchymatische, stößt an die

bilden die Rinde, die innere den Centralcylinder. Die mittlere Zelle bildet nahe ihrer inneren Teilwand eine neue Teilwand, durch die die Endodermis als innerste Rindenschicht abgegliedert wird. Diese Schilderung entspricht meinen bei Marsilia salvatrix gemachten Angaben völlig. Van Tieghem und Douliot betonen in einer Anmerkung (S. 366) nochmals die Richtigkeit ihrer Angaben; ein Beweis, daß diese Zelle wirklich die Endodermis liefert, findet sich im Texte nicht, wohl aber sieht man in Fig. 390 (Pteris cretica), 393 (Asplenium celticifolium), 572 (Lygodium scandens) den Casparyschen Streifen in einer bis auf die erwähnte Initiale reichenden Zellreihe bis zum drittletzten Segment hinauf gezeichnet. Demnach muß hier der Casparysche Streifen s e h r früh angelegt werden; nach Rumpfs (1904, S. 32, 34) Beobachtungen erscheint er viel später. Nach meinen durch die weiter unten beschriebene Methode bei Marsilia salvatrix und Azolla filiculoides erhaltenen Ergebnissen kann kein Zweifel an der Richtigkeit der Beschreibung sein, die van Tieghem und Douliot von der Abstammung der Endodermis machen. Von der so entstandenen Endodermis sah ich in späteren Stadien keine Zellen mehr sich abtrennen. Dem gegenüber kommt wohl Lachmanns (1885, S. 605) Behauptung nicht in Betracht, Endodermis und peripheres Leitbündelparenchym hätten bei den Wurzeln vieler Farne gemeinsamen Ursprung. Es mag noch erwähnt werden, daß nach Koch (1895, S. 377), der sich an Russow anschließt, die Endodermis aus der innersten Rindenanlage entsteht; er geht aber nicht weiter auf diesen Punkt ein.

Anders scheint es sich bei den Achsen mancher Farne zu verhalten, bei denen nach Russow (1873, S. 195), Lachmann (1885, S. 605, Beispiel: Ausläufer von Nephrolepis) und van Tieghem und Douliot (1888, S. 530, auch bei Salvinia und Azolla) sowie nach Strasburger (1891, S. 446) die jungen Endodermiszellen durch Tangentialwände Zellen an die Leitbündelperipherie abgeben; demnach besitzen sie vielleicht mit Rinden- und Leitbündelzellen gemeinsame Initialen.

Das Epiblem der Marsiliaceen und Salviniaceen gleicht dem der leptosporangiaten Farne (Rumpf 1904, S. 7). Die Endodermis der Marsiliaceen besitzt einen ziemlich breiten Casparyschen Streifen und einen Sekundärzustand mit leicht in heißem Glycerin schmelzenden Suberinlamellen. Bei Pilularia kommen halbgeschlossene und in alten Wurzelstücken ganz geschlossene, in heißem Glycerin nicht schmelzbare Suberinlamellen vor, anders als z. B. bei Struthiopteris unter den Farnen (Rumpf 1904, S. 28).

Die Wurzeln sowie die Achsen der Salviniaceen besitzen nur den Primärzustand; ebenso verhalten sich die Achsen und Blätter von Marsilia. Die Salviniaceen schließen sich also auch bezüglich des Fehlens des Sekundärzustandes an die Hymenophyllaceen und Osmundaceen an (Rumpf 1904, S. 35). Auch in bezug auf die Ausbildung der Endodermis erscheinen hier die Marsiliaceen als die weiter fortentwickelten Formen, die sich mehr an die jüngeren Familien der Filicales anschließen.

Pilularia und die im Wasser untergetaucht und im Schlamme wachsenden Marsilia-Species besitzen in der mittleren Rinde große Luftlücken; Landformen von Marsilia jedoch besitzen nicht auffallend große Intercellularen. Die ins Wasser abwärts gerichteten, frei schwebenden Wurzeln von Azolla haben nur Intercellularen, keine großen Luftlücken, die den Auftrieb vermehren könnten und die Wurzeln aus ihrer vertical schwebenden Lage bringen könnten; dagegen haben die Wasserblätter von Salvinia große Intercellularen.

a) Die Marsiliaceen.

Die Wurzel.

Über den Ursprung der Wurzel aus der Achse sagt Russow (1873, S. 26), „daß an einem glücklich geführten Längsschnitt durch das Stammende von M. crenata sich die Anlage der jüngsten Wurzel in einer von den umgebenden Zellen durch ihre Größe und Form sich auszeichnenden Zelle kundgab, welche im 10. Segmentumlauf (von der Scheitelzelle gerechnet) in der vierten Zellenschicht von außen gelegen war; in dieser Region zeigt das Gewebe noch keine deutliche Differenzierung in Grundgewebe und Procambiumrohr; von der Entstehung der Wurzel aus einer Schutzscheidezelle, wie in der Wurzel, kann daher hier nicht die Rede sein.“ Van Tieghem und Douliot (1888, S. 543) geben dagegen an, daß die junge Wurzel entsteht „in einer der zur Bildung der inneren Zone der Außenrinde bestimmten Zellen, also in einer Zelle der äußeren

Endodermis.“ Die nächsten Teilungen dieser Zelle sind, ebenso wie die des jungen Wurzelzweiges (S. 391) „drei nach innen zu erfolgende“, die denen einer Scheitelzelle gleichwertig sind. Da über der jungen Wurzel nur zwei Rinden- und eine Epiblemschicht vorhanden sind, (S. 543) so wäre die von außen vierte Zelle tatsächlich auch bei Russow aus der Endodermis hervorgegangen, und er hätte nur die drei ersten Teilungen nicht richtig deuten können, da er ja nur einen Fall vor sich hatte. Campbell (1888, S. 259) gibt für Pilularia nur an, daß die Scheitelzelle der zweiten Wurzel des Embryos „in einiger Entfernung unter der Oberfläche gebildet wird.“ Die Nebenwurzeln entstehen eines Teils zugleich mit den Blattanlagen in gleichem Spitzenabstande, von der Blattinsertion um etwa 90^0 entfernt. Der ersten folgen sehr bald eine zweite, eine dritte, selbst eine vierte, jede näher dem Blatte, so daß eine Querreihe entsteht (Naegeli und Leitgeb, 1858, S. 54). Anderen Teils entstehen sie adventiv aus den Internodien. Über den Ursprung dieser letzteren fand ich keine Angaben, es ist wohl anzunehmen, daß sie gleich den zuerst besprochenen aus einer Endodermzelle hervorgehen.

Sobald die junge Wurzel die Achsenrinde durchwachsen hat, durchbricht sie die Epidermis nicht sofort, sondern letztere wölbt sich heraus und umgibt beutelförmig die Wurzel bis sie 2—3 mm lang geworden ist (Russow 1872, S. 26); die Vergrößerung der Epidermis bei dieser Hervorwölbung geschieht, soviel ich sah, nur durch Verlängerung der einzelnen Zellen, die, so weit sie neben den Flanken der jungen Wurzel liegen, stark gestreckt erscheinen. Das Spitzenwachstum fanden Hanstein (1886, S. 197), Naegeli und Leitgeb (1868, S. 114), van Tieghem und Douliot (1888, S. 391), Tieghem (1888, S. 373, Limite . .), Poirault (1890, S. 6) und W. M. Andrews (1890, S. 175) übereinstimmend mit dem der übrigen Farne.*) Zu denselben Ergebnissen kam auch ich. Ich verwandte Marsilia salvatrix in Mikrotomschnitten nach der von Schoute (1903, S. 45 ff.) angewandten Methode. Die mit Haematoxylin, wenn möglich, vorgefärbte Wurzel wurde durch die Alkohole und Chloroform in Paraffin von 58^0 Schmelzpunkt übergeführt und auf einem Minotschen Mikrotom in 10 oder 15 μ dicke Querschnitte, das letzte Spitzchen von etwa 1 mm Länge in 5 μ dicke Längsschnitte zerlegt (z. B. Fig. 64, 65). Die Schnitte wurden mit Wasser auf Objektträger aufgeklebt, die vorher mit Salzsäure gereinigt waren, was sich am besten bewährte. Eine nachträgliche Behandlung mit Eau de Javelle ließ sich bei so behandelten Serienschnitten meist ohne Schwierigkeiten ausführen. Dann wurde, nach Eau de Javelle-Behandlung immer, mit Delafield-Haematoxylin (Behrens Tabellen 1892, S. 103) gefärbt, und nach Abwaschen die Färbung durch Ammoniakdampf gleichmäßig tief gemacht. Auch Fuchsin oder Methylviolett mit darauffolgender Behandlung mit Grams Jodjodkalium ließen sich gut verwenden. Die Präparate wurden in dünnen Xylol-Balsam übergeführt, im Paraffinschrank getrocknet und meist ohne Deckglas beobachtet, da der dünne Balsam beim richtigen Trocknen eine hinreichend ebene Oberfläche gab. Vielfach erwies es sich als vorteilhaft, die vom Paraffin befreiten Serien in Chlorzinkjod zu beobachten, das Wellungen und Krümmungen der Membranen zu glätten schien und eine Weiterbehandlung der Präparate meist nicht störte. In dieser Weise wurden die Mikrotomschnitte auch bei anderen Gelegenheiten behandelt.

Figur 64 und 76 stellen die Spitze der Wurzel von Marsilia salvatrix dar. Man sieht, daß die zuerst abgegrenzte äußere Zelle des sich teilenden Segmentes die gemeinsame Initiale für das Epiblem und die äußerste Rindenparenchymschicht ist; die letztere bleibt einschichtig (bei Andrews „Hypodermis“). Die Endodermis wird sehr früh als innerste Zelle des mittleren Segmentdrittels abgegeben.

Die Wurzelzweige entstehen in den Endodermzellen, die den beiden Tracheenteilen gegenüber liegen, und sind infolgedessen in zwei Längsreihen angeordnet (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 88). Diese Endodermzellen zeichnen sich im Querschnitt durch ihre Größe und fünfeckige Form vor den anderen acht Endodermzellen aus. Naegeli und Leitgebs Zeichnung von Marsilia aegyptiaca, Tafel 16, Fig. 5, läßt erkennen, daß zwischen zwei Wurzelanlagen 3—5 Zellen liegen; meine Zeichnung von M. salvatrix (Fig. 76) zeigt, daß hier jede zweite Zelle zu einer Wurzelanlage sich vergrößert und die darüberliegende Rindenzelle zusammendrückt. Die Betrachtung einer älteren Wurzel von M. salvatrix lehrte mir, daß nur einzelne dieser Anlagen zu Wurzelzweigen ausgewachsen sind.

*) In Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien I, 4. Abt. S. 405, 1902 ist übrigens eine alte, fehlerhafte Zeichnung von Sachs noch verwendet worden.

Die Marsiliaceen besitzen kriechende Achsen, daher werden die Nebenwurzeln im allgemeinen nicht alt; manche Arten, M. hirsuta aus Australien, sowie M. quadrifoliata überdauern nur eine Vegetationsperiode und sterben dann bis auf knollenartig anschwellende Achselknospen völlig ab (A. Braun 1872, S. 635 und 650). Infolge amphibischer Lebensweise zeigen manche Arten je nach den Kulturbedingungen verschiedenen Habitus. Marsilia quadrifoliata, die hier in Töpfen gezogen wurde, zeigte kurze, vielfach gekrümmte Internodien von dunkelbrauner Farbe und Wurzeln, die bis auf die Spitze schwarz waren. Ein anderer Topf ebenso gewachsener Pflanzen dieser Species wurde vier Wochen lang, im August, im stehenden Wasser überflutet. Nach dieser Zeit waren viele meterlange Achsen mit fingerlangen, geraden Internodien über und in dem Schlamm hingewachsen, deren Farbe hell war; ebenso waren die Wurzeln hell gefärbt und ließen die sklerenchymatischen, braunen Zellen der inneren Rindenpartie durch die äußere Rindenpartie durchscheinen; auch anatomisch ließen sich Unterschiede feststellen.

Untersucht wurden die im Marburger botanischen Garten kultivierten Species Marsilia diffusa, Ernesti, hirsuta, macra, macropus, quadrifoliata, salvatrix und Pilularia globulifera.

Das Epiblem stimmt in seinem Verhalten überein mit dem der leptosporangiaten Farne (Typus 1 bei Rumpf 1904, S. 7). Es besteht aus einer Schicht von Zellen, die dünnwandig und braun gefärbt sind. Wie überhaupt in dem Gewebe von Marsilia sind die Zellen auch hier sehr regelmäßig angeordnet. So sitzt bei M. salvatrix eine Epiblemzelle mit tangential gerader Grundfläche auf der darunterliegenden Rindenzelle, abwechselnd mit einer Epiblemzelle, deren Basis keilförmig zwischen zwei darunterliegende Rindenzellen eingesenkt ist und auf deren Radialwände stößt; nach dem Gesagten ist die ganze Querschnittsform der Zelle vier- oder fünfseitig. Die Außenwand ist vorgewölbt. Der Durchmesser der isodiametrischen Zellen beträgt 20—25 μ, die Länge etwa 100 μ, die Dicke der Außenwand etwa 0,5 μ. Die Zellwände sind mit dem braunen Farbstoff der Farne (Walter 1890) getränkt, und bestehen aus Kohlehydraten, da sie sich nach Eau de Javelle-Behandlung mit Chlorzinkjod blau färben. Meist sind die Zellwände einheitlich; manche Zellen zeigen jedoch nach Behandlung mit Eau de Javelle eine innere sehr feine gelbliche nud eine äußere stärkere und weniger glänzende Schicht in ihrer Außenwand. Eine Kutikula und Schleimschichten fehlen. Die reichlich auftretenden Wurzelhaare zeigen keine Besonderheiten. Pilularia globulifera verhält sich im wesentlichen ebenso; es wechseln hier je zwei viereckige Epiblemzellen mit einer etwas größeren fünfeckigen ab; die ersteren haben eine Breite von 15—20 μ, die anderen sind etwas breiter, bis 30 μ, und tiefer, 30—40 μ; die Länge beträgt etwa 100 μ. Das Epiblem der Marsiliaceen gleicht also, wie gesagt, dem der leptosporangiaten Farne ganz. — Lückenlos an das Epiblem grenzt die meist einschichtige „Außenrinde" (Russow 1872, S. 20). Die Zellen sind oft sehr groß (Marsilia Ernesti, diffusa), radial gestreckt und stets dünnwandig; sie bilden also eine Parenchym-Hypodermis. Die übrige Rinde besteht aus 10—12 sehr regelmäßig angeordneten, concentrischen Ringen von Zellen mit einem komplizierten Intercellularensystem. Die äußeren Ringe besitzen dünnwandige, die weiter innen liegenden oft bis zum Schwund des Lumens verdickte Zellen, die braun gefärbte Sklerenchymfasern sind. Eine eingehende Beschreibung der Rindenanatomie findet sich bei Russow (1872, S. 20 ff). Bei den aus der Wasserkultur stammenden Wurzeln fand ich die äußeren Rindenschichten, die unter der Hypodermis lagen, mit sehr großen, in radialer Richtung verlängerten Intercellularen versehen, die dadurch entstanden waren, daß die die Zellen seitlich verbindenden Zellstücke, „Copulationsröhrchen" Russows, sehr lang geworden waren; bei dem Trockenexemplar berührten sich die Zellen meist überall seitlich und mit den angrenzenden Rindenschichten. Bei Pilularia globulifera sind große, regelmäßig angeordnete Intercellularen vorhanden, in die horizontal gestellte, schnecken- oder uhrfederartig aufgerollte Schläuche hineinragen, die nach Russow (1872, S. 22) Ausstülpungen gewisser äußerer Scheidewandinsertionszellen sind. Diese federnden „Querwände" sind wohl „als Haargebilde aufzufassen und am ehesten den in den Lakunen der Nymphaeaceen vorkommenden Sternhaaren zu vergleichen." Auch bei Pilularia sind die Sklerenchymfasern concentrisch angeordnet und an die Endodermis anschließend. Sie sind langgestreckt, zugespitzt, mit ganz feinen geraden Tüpfeln versehen, und gleichen denen der Achse. Nach Eau de Javelle-Behandlung tritt eine feine Schichtung der dicken Membran hervor. Die Ausbildung der mechanischen Schichten schließt sich bei den Marsiliaceen demnach an Typus II bei Rumpf an (S. 39, 1904).

Die Endodermis besteht immer aus zehn Zellen, von denen zwei den Erstlingstracheïden gegenüberliegende fünfeckig sind, mit der stumpfen Ecke nach außen gewendet; diese werden unter Umständen zu Mutterzellen der Wurzelzweige (s. S. 9). Die anderen Endodermzellen sind viereckig, tangential stark gedehnt und haben eine Breite von 25—50 μ, eine Tiefe von 4—10 μ bei den einzelnen Species. Die Außenwand ist stärker als die anderen Wände und erreicht eine Dicke von 1 μ; sie ist braun gefärbt und widersteht concentrierter Schwefelsäure, wie schon Russow (1872, S. 20) bemerkte. Sie biegt, sich plötzlich verdünnend, in die Radialwände ein. Sie ist aus zwei Kohlehydratlamellen zusammengesetzt, deren innere sehr dünn ist; die anderen Wände sind einheitlich. Diese äußerst feinen Structurverschiedenheiten lassen sich sichtbar machen, wenn man nach Eau de Javelle-Behandlung die Schnitte 24 Stunden lang in 10% Schwefelsäure liegen läßt und dann in 30% Ammoniak überträgt und darin betrachtet. Die Radialwände der Endodermzellen tragen den Casparyschen Streifen, der fast ihre ganze Breite einnimmt; bei M. uncinata ist er 3 μ breit. Gegen Reagentien verhält sich der Casparysche Streifen wie der der Filicinen. Am deutlichsten tritt er hervor bei einer Färbung mit dünner, wässriger Methylenblaulösung und darauf folgendem Einschließen in Canadabalsam; Tracheen und Streifen heben sich dann tiefblau gefärbt von den anderen fast farblos gebliebenen Zellwänden ab. Feinere Strukturen des Streifens konnte ich nicht bemerken. Im wesentlichen zeigt also die Primärendodermis von Marsilia dasselbe Bild wie die der Filicinen. Ebenso verhält sich Pilularia globulifera; bei letzterer ließ sich nach Eau de Javelle-Behandlung durch Färbung mit Rutheniumrot an der Außenwand sehr gut die dunklere primäre von einer sekundären Lamelle unterscheiden.

Die Ausbildung einer Sekundärendodermis geschieht folgendermaßen. Färbt man Querschnitte jüngerer Wurzeln von Marsilia quadrifoliata mit Sudan, so sieht man den Wandungen der Endodermzellen oft rot gefärbte Massen anliegen; doch ist in oder unter dieser unregelmäßigen Schicht dieser Ausscheidungen eine Suberinlamelle nicht zu erkennen. Eau de Javelle scheint in geringem Maße lösend auf die Ausscheidungen zu wirken. In älteren Wurzelstücken zeigen die Endodermzellen eine deutlich umgrenzte, dicke, ringsum gleich starke Suberinlamelle, die der Javelleschen Lauge sehr lange widersteht, sich schließlich nur abhebt. Eine 10—15 Minuten lange Chloroform- oder 4stündige Ätherbehandlung vermag die Lamelle nicht zu lösen; auch Chromsäure läßt nach längerer Einwirkung sie als gelbliche, dünne Lamelle übrig. Heiße Kalilauge läßt in den Zellen noch Klümpchen übrig, die sich mit Sudan röten. In heißem Glycerin schmilzt die Suberinlamelle zusammen und bildet größere Klumpen im Inneren der Zelle, anders also als bei den Filicinen mit ringsum gleich dicker Suberinlamelle. Von diesen sagt Rumpf (1904, S. 29), sie verhielten sich im allgemeinen wie die der Angiospermen, für die die Unschmelzbarkeit in Glycerin ein wesentliches Merkmal ist. — Tertiäre Celluloseauflagerungen fehlen auch hier, wie für die Farne bekannt (Rumpf, ebenda). Dasselbe für M. quadrifoliata beschriebene Verhalten zeigte Marsilia Ernesti, weniger leicht M. macra, salvatrix, uncinata, die in Töpfen kultiviert waren. Die Endodermis der Wurzel eines als Wasserkultur, wie oben beschrieben, gewachsenen Exemplares von Marsilia quadrifoliata zeigte jedoch nur, wenn überhaupt, an ihren Radial- und Innenwänden Ausscheidungen von Fettmassen, die durch Sudan gerötet wurden, durch Eau de Javelle und Schwefelsäure bis auf geringe Reste zerstört wurden. Es ist möglich, daß auch diese Wurzeln schließlich eine Suberinlamelle anlegen, wenn sie eine größere Länge als die mir zur Verfügung stehenden (7 cm) erreicht haben; jedenfalls ist die Primärregion in diesem Falle sehr lang.

Pilularia globulifera zeigt in bezug auf den Bau der primären Wurzelendodermis keine Abweichung von dem bei Marsilia beschriebenen (Fig. 1); bei Färbung mit Ruthenrot kann man sehr gut die dunklere primäre Lamelle der Endodermaußenwand von einer weiteren, aufgelagerten unterscheiden. Der Sekundärzustand ist durch eine deutliche Suberinlamelle gekennzeichnet, die widerstandsfähiger als die der Marsilia-Arten ist; doch ist auch hier die Region, in der der Schluß erfolgt, sehr lang; er erfolgt erst in alten, ganz gebräunten Wurzelstücken. Die Bildung der Suberinlamelle geschieht hier folgendermaßen. Nicht weit hinter der Wurzelspitze beobachtete ich vereinzelte Zellen, an deren Radial- und Innenwänden mehr oder weniger Fettkügelchen angelagert waren oder auch mehr zusammenhängende Massen (Sudanfärbung). Weitere Schnitte, ungefähr 3 cm oder weiter hinter der Wurzelspitze ausgeführt, zeigten 6—8

Endodermzellen teilweise mit viel Fettkügelchen an den Radial- und Innenwänden, während die übrigen Zellen bereits deutliche Suberinlamellen, aber ebenfalls nur auf den Radial- und Innenwänden aufweisen. Ließ ich auf Querschnitte eines solchen Stadiums Eau de Javelle einwirken, so verschwanden die Fettkügelchen, die halbgeschlossene Suberinlamelle hob sich von der Wand ab und bestand nur noch aus einer Reihe unregelmäßiger Suberinmassen, die bogenförmig in der Nähe der Innenwand lag. Erst in ganz alten Wurzelstücken fand ich rings geschlossene Sekundärendodermzellen, deren Suberinlamelle ziemlich dick war (Fig. 2). Sudan und Chlorzinkjod färbten wie gewöhnlich; eine einstündige Vorbehandlung mit Chloroform änderte nichts, ebenso eine Vorbehandlung mit Eau de Javelle, dem gegenüber die fertige Lamelle also widerstandsfähiger ist als die von Marsilia. Heißes Glycerin läßt nichts ausschmelzen, im Gegensatz zu Marsilia, doch waren nach dem Erhitzen innerhalb der Lamelle mehr und weniger lichtbrechende Partieen von undeutlichen Umrissen zu sehen. Schwefelsäure und Chromsäure lösen die Lamelle nicht; wirkte Kalilauge kürzere Zeit, so bleiben als Reste der Suberinlamelle Klümpchen im Inneren des Zelllumens übrig, die sich mit Sudan röten, während heiße Kalilauge die Suberinlamelle völlig zerstörte. Eine tertiäre Celluloselamelle ist auch hier nicht vorhanden.

Das Verhalten der hier auf den Radial- und Innenwänden vorhandenen Suberinlamelle gleicht dem entsprechenden bei Struthiopteris germanica, das Rumpf (1904, S. 26 ff) beschreibt, ganz. Die rings geschlossene Suberinlamelle ist jedoch bei Pilularia ziemlich dick und gleichmäßig stark, bei Struthiopteris sind die ganz vereinzelt auftretenden, rings geschlossenen Suberinlamellen in ihrer Tangentialaußenwand nur sehr schwach mit Sudan färbbar und gleichen dort einem dünnen, hyalinen Häutchen (ebenda S. 28).

Poirault beschreibt für das Spitzenwachstum der Achse von Marsilia eine „cellule bifaciale" (1889, S 11), die wie bei Salvinia und Azolla rechts und links zwei Reihen Segmente abgibt; dieselbe Angabe findet sich bei van Tieghem, Traité 1891, II S. 1404. Hanstein (1886, S. 197) gibt eine dreiflächig zugespitzte Scheitelzelle an (vergl. auch Strasburger 1873, S. 24), ebenso Campbell (1888, S. 255) für Pilularia, für die Marsiliaceen in Mosses and Ferns (1905, S. 428). Die zuletzt angegebene Art des Spitzenwachstums findet sich auch in Engler-Prantls Pflanzenfamilien (1902, S. 403) angeführt. Jedes Segment teilt sich in eine innere und äußere Hälfte, die innere dem Centralcylinder, die äußere der Rinde den Ursprung gebend. (Campbell 1905, S. 432 und 1888, S. 256). Die Endodermis „läßt ihre Entstehung aus dem Grundgewebe deutlich erkennen, da bei der sehr regelmäßigen Anordnung der Rindenzellen in radiale Reihen die Schutzscheide als innerste Rindenzelllage erscheint". (Russow 1873, S. 15).

Das unter der normal gebauten Epidermis liegende Rindengewebe ist reich gegliedert. Außen liegen einige Schichten dünnwandiger, im Alter brauner, mit meist festen Zwickeln versehener Parenchymzellen, unter denen ein mit regelmäßigen Intercellularen versehenes, normales Parenchym liegt. Darunter findet sich ein Hohlring stark verdickter, brauner Sklerenchymfasern, dessen Zellen nach außen und nach der Endodermis zu dünnwandig und intercellularenführend sind. Eine Verkorkung ist nirgends in der Rinde zu bemerken. Genauere Angaben über die Rinde, die hier weiter nicht interessieren, findet man bei Russow 1873, S. 10. „Gerbstofffführende Zellen" konnte ich leicht in jüngeren Achsenteilen in der inneren Rinde auffinden; Russow gibt an, daß der Inhalt durch Kochen mit verdünnter Kalilauge sich dunkelrot färbt; ich fand ihn in Eau de Javelle löslich und intensiv blau nach Färbung mit Methylviolett (Marsilia salvatrix und hirsuta). Die innere Rinde führt mitunter sehr große Stärkemengen, so z. B. in einem Trockenexemplar von M. quadrifoliata; ein Wasserexemplar derselben Art führte gar keine Stärke, die Endodermis überhaupt nie. Fettartige Stoffe fehlten in den Rindenzellen. In Übereinstimmung mit Russows Angabe (1873, S. 12) über das Fehlen des Sklerenchyms bei der Wasserform von Marsilia aegyptiaca steht die Ausbildung dieser Zellen bei Marsilia quadrifoliata. Die Landform zeigt kürzere, sehr dickwandige, gedrungener gestaltete Zellen mit deutlicher, etwa achtmaliger Schichtung und vielen sehr feinen, meist einfachen geraden Tüpfeln, die Wasserform schlankere, dünnwandige mit undeutlicher Schichtung und Tüpfelung (Figur 8—11)

Das Leitbündel der Achse wird von einer immer im Primärzustande verharrenden, der der Wurzel ganz gleichen Endodermis umschlossen (Fig. 5). Im Centrum des Leitbündels wird

ein meist braunes, sklerenchymatisches Mark von einer weiteren, „inneren" Endodermis gegen das hohlcylindrische Leitbündel abgeschlossen (Russow 1873, S. 1) (Fig. 6). Strasburger deutet (1891, S. 451) diese Anordnung so: „Das von der inneren Endodermis umschlossene Grundgewebe des Stammes hat hier sicher nicht den morphologischen Wert eines Markes und kann nur als ein innerer abgeschlossener Teil der Rinde gelten. Die Endodermis gehört somit zu beiden Seiten des gamostelen Kreises dem Phloeoterma an." Die Endodermzellen sind nach Russow (1873, S. 11) dadurch ausgezeichnet, daß „sie zu keiner Zeit Stärke, dagegen Gerbstoff in reichlicher Menge führen, der früh auftretend mit der Zeit sich sehr anhäuft und zur Zeit der Vegetationsruhe meist an eine hellgelbliche, ölartige Flüssigkeit gebunden das Lumen der Zellen ausfüllt". Derartige Massen bemerkte ich in Form von Kügelchen und Klümpchen frei in der Zelle oder den Radial- und Innenwänden anliegend bei M. salvatrix und macra und bei M. quadrifoliata nur im Landexemplar (Fig. 7). Leider fehlt bei Russow die Angabe der Reaktionen; die Substanz löste sich in Chloroform völlig, ebenso in Chromsäure, Schwefelsäure, und in Eau de Javelle nach längerer Zeit. Die den Lösungsmitteln gleicherweise ausgesetzte Kutikula zeigte keine Veränderung. Sudan gab dabei die gewöhnliche Rotfärbung. Die übrigen untersuchten Arten waren frei von diesem Körper.

P i l u l a r i a g l o b u l i f e r a zeigt im wesentlichen dasselbe Bild wie eine dünne Achse von Marsilia. Auch hier führt die Endodermis mehr oder weniger vorzüglich den Innenwänden anliegende Fettmassen. Vereinzelte Zellen eines Querschnittes besitzen eine ringsum geschlossene Suberinlamelle (Eau de Javelle, Sudan) (Fig. 3); es kommt aber auch vor, daß die Suberinlamellen in der Tangentialaußenwand dünner sind, vielleicht auch dort ganz fehlen; immer sind sie aber dünner als die der Wurzel (Fig. 2) und haben durch daraufliegende Fettmassen nicht glatte Umrisse, wie auch sonst bei den Endodermen der Filicales. Nach dreitägiger Maceration in Eau de Javelle waren die Wände der Endodermzellen stark gequollen, die Suberinlamellen nur noch an den Innenwänden vorhanden, der Casparysche Streifen aber nicht gequollen (Fig. 4). Die Mitte des Leitbündels nimmt ein Markparenchym ein, das aber bei meinem aus Gartenkultur stammenden Material von keiner „inneren" Endodermis umgeben war. Dasselbe fand Russow an Gartenexemplaren (1873, S. 13), während in der Wildnis gewachsene stets eine solche besitzen sollen. Deshalb glaubt er hier das innere, nicht umschlossene Gewebe als Leitbündelelemente deuten zu müssen, während das Mark von Marsilia i m m e r eine „innere" Endodermis besitzt, auch wenn es nur aus 2—3 Sklerenchym- oder sogar ganz unverdickten Zellen besteht. Bei Pilularia minuta fand er kein Mark.

Zum Vergleich schnitt ich auch die B l ä t t e r von Marsilia und Pilularia. Marsilia besitzt als Scheide des Leitbündels im Blattstiel eine einfache Primärendodermis (vergl. Russow 1873, S. 196), in der zuweilen Fetttropfen lagen, entsprechend der der Achse. Der Casparysche Streifen war gut zu erkennen, ebenso in den Nerven des Blattes bei Färbung mit Methylenblau. Ebenso gebaut ist auch die Endodermscheide (vergl. Müller 1906, S. 9) des Blattleitbündels von Pilularia globulifera, deren Zellen manchmal mit innenseitig aufliegenden Fetttropfen, selten mit lamellenartiger Schicht versehen sind. Dieses mit Sudan sich rötende Fett löste sich vollständig in Chloroform, Chromsäure und Kalilauge.

b) Die Salviniaceen.

Die Wurzel.

Für die Schilderung der Wurzel kommt nur Azolla in Betracht, da Salvinia bekanntermaßen keine Wurzeln besitzt. Die Wurzel von Azolla entsteht nach Strasburger (1873, S. 20 und 44) aus bestimmten, gleich während der ersten Teilungen der Scheitelzelle der Achse festzustellenden Zellen derart, daß die junge einzellige Wurzelanlage einerseits an die Epidermis, andererseits an die späteren primären Tracheïden anstößt; sie braucht also die ganze Rinde zu ihrem Aufbau auf und außerdem hat sie Anteil durch ihre Lage an Meristemzellen des späteren Leitbündels. Daher läuft die Rindengrenze nicht unter ihr, in gleicher Linie mit ihrer Basis, sondern geht gewissermaßen mitten durch sie hindurch (vergl. Strasburger 1873, Fig. 1, 2, 9, 11—14, 16, 19, 21—24, und S. 26). Nun hat Strasburger die Rindengrenze der Achse nicht richtig gedeutet, da er den Casparyschen Streifen übersah und die eigentliche Endodermis als eine äußerste Leitbündelschicht ansah; daher ist nicht seine „Cambiumwand", sondern eine spätere, nächst innere

Tangentialwand die Rindengrenze der Achse (1873, S. 28 und 31). Es teilt sich dann die dieser inneren Tangentialwand (nach außen) anliegende Meristemzelle in die Endodermis und eine innen von ihr liegende Parenchymzelle.

Diesen Verlauf der Entwicklung entdeckten erst van Tieghem und Douliot (1888, S. 548), zu weit gehen sie aber mit der Behauptung „die Wurzeln von Azolla entstehen in der Achse ebenso wie die meisten der Polypodiaceen, der Marsiliaceen u. s. w.", denn sie bestätigen die von Strasburger gefundene Entwicklung der Wurzel; nach der durch sie verbesserten Darstellung der Tatsachen nimmt sie ihren Ursprung aus einer Meristemzelle, die für die Endodermis, eine Parenchymzelle des Leitbündels, und Rindenparenchym eine gemeinsame Mutterzelle werden könnte. Das Interessanteste bei dieser Pflanze ist die Tatsache, daß die Wurzel so nahe dem Vegetationspunkt im noch undifferenzierten Gewebe angelegt wird (vergl. Lycopodium). Eine spätere (1893, S. 181) Angabe Campbells muß ich noch erwähnen, der den Wurzeln von Azolla die Entstehung aus einer Epidermiszelle zuschreibt, offenbar aber diesen Punkt nicht genauer untersuchte.

Die Verzweigung der Azolla-Wurzeln beschränkt sich darauf, daß eventuell die Scheitelzelle der Wurzel gleich beim Entstehen sich in mehrere Scheitelzellen teilt, so daß ein Bündel von Wurzeln entsteht (Strasburger 1873, S. 50).

Das Spitzenwachstum geschieht entsprechend dem der anderen Filicinen; meine Befunde stimmen mit denen van Tieghem und Douliots (1888, S. 546) und Strasburgers (1873, Fig. 67) überein. Die erste Teilung des Segmentes (vergl. Fig. 12 u. 13) teilt eine für Epiblem und äußere Rinde gemeinsame Zelle ab; das innere Teilprodukt wird durch eine die Rindengrenze darstellende perikline Wand halbiert. Letzterer außen genähert wird durch eine weitere Wand die Endodermis abgetrennt, die durch ihre schmalen Zellen sofort kenntlich ist*). In der äußeren Segmenthälfte wird durch eine einmalige Teilung das Epiblem gebildet. Die Endodermis hat gemeinsame Initialen mit der Rinde (vergl. Chauveaud, Racine d'Azolla). Oben habe ich daran erinnert, daß die junge Wurzel von Marsilia beim Durchbrechen der Rinde von der sich sackartig ausbauchenden Epidermis der Achse eine Strecke umgeben bleibt, und daß letztere dann erst später ebenfalls durchbrochen wird. Eine damit vergleichbare Erscheinung ist die Bildung der Scheide der Azollawurzel (Strasburger 1873, S. 45). Die über der jungen Wurzelanlage gelegene Epidermiszelle der Achse teilt sich tangential in zwei, die dann durch Radialteilungen eine Scheide bilden, die einige Millimeter mit dem Wachstum der Wurzel gleichen Schritt hält, dann aber derart durchreißt, daß ein Teil eine Manschette um die Basis der Wurzel und ein oberer Teil eine cylindrische Kappe über der Wurzelspitze bildet. Die innere Schicht der zweischichtigen Scheide wird resorbiert, so daß die Wurzelspitze dann frei in der ganzen, erhalten bleibenden, nun einschichtigen Scheide liegt. Bei Azolla nilotica werden die in Bündeln zu 6—20 stehenden Wurzeln von einer gemeinsamen Scheide umgeben, die später durchreißt, so daß die Wurzeln sich frei ausbreiten (l. c. S. 50). Meine Untersuchungen erstrecken sich nur über Azolla filiculoides Lam.

Das Epiblem der Wurzel ist dünnwandig und braun gefärbt, wie alle Zellwände der Wurzel. Die Zellen sind klein, so daß etwa 7—8 Epiblemzellen auf der Außenwand einer darunter liegenden Rindenzelle sitzen; die kubische Zelle hat vorgewölbte Außenwände (Fig. 14). Eine Kutikula ist nicht vorhanden, wohl aber eine körnige, unregelmäßige, in Eau de Javelle lösliche Schleimschicht. Das Epiblem gleicht also im wesentlichen dem der leptosporangiaten Farne. Die Wurzelhaare von Azolla pinnata (Leavitt 1890, S. 1031 und 1902, S. 414) enstehen nahe am Wurzelscheitel dadurch, daß von einer Epiblemzelle durch eine schiefe Querwand ein kleineres Stück abgetrennt wird, das sofort einem Haar den Ursprung gibt. Der Rest der Zelle teilt sich durch Transversalwände in 2—8 haarlose Zellen. Die Basis der Wurzelhaare tragenden Zellen liegt auf gleicher Höhe wie die der anderen Epiblemzellen (anders bei Lycopodium clavatum). Zuerst stehen die Haare in regelmäßigen Querzonen, später verschieben sie sich durch ungleiches Wachstum der dazwischenliegenden Zellen. Für Azolla filiculoides und caroliniana gibt Leavitt das gelegentliche Vorkommen von Haaren an; ich selbst fand keine.

*) Der in Campbells „Mosses and Ferns" (1905, S. 410, Fig. 239 c) gegebenen Zeichnung eines Wurzelspitzen-Längsschnittes liegt offenbar ein nicht median geführter Schnitt zu Grunde.

Die Rinde besteht in ihrer äußeren Schicht aus neun auffallend großen Parenchymzellen (Fig. 14); im übrigen verweise ich auf die nichts für uns Bemerkenswertes bietende Schilderung der Rinde bei Strasburger.

Die Endodermis der Wurzel wird gebildet von 6 tangential stark gestreckten Primärendodermzellen (Fig. 14), deren Außenwände etwas stärker gebräunt sind (Fig. 13 E gibt deren Embryonalzustand an). Den Casparyschen Streifen hatte Strasburger (1873, S. 48) nicht gesehen; er erkannte aber, welche Zellschicht die Endodermis war. Nach Behandlung mit Eau de Javelle tritt der Streifen deutlich als fast punktförmige Stelle der schmalen Radialwand hervor. Wie aus Fig. 12 und 13 hervorgeht, liegen unterhalb der jungen Endodermzellen (Fig. 13) Parenchymzellen, die mit ersterer gemeinsamen Ursprung haben dürften (Fig. 12). Das Bild des Querschnittes durch die fertige Wurzel (Fig. 14) weist in bezug auf das Vorhandensein der Endodermzelle mit darunter liegender, anscheinend zu ihr entwicklungsgeschichtlich gehörender Leitbündelparenchymzelle keinen Unterschied von dem embryonalen Stadium (in Fig. 13) auf. Daraus geht hervor, daß hier die Endodermis nach Ausbildung des Casparyschen Streifens keine Zelle mehr abgibt (vergl. S. 4). Der Primärzustand bleibt dauernd; Stärke oder Fett wurden in der Endodermis nicht bemerkt.

Die Achse.

Der Scheitel des Vegetationskegels wird bei Azolla wie bei Salvinia von einer zweiflächig nach innen zugespitzten Scheitelzelle eingenommen. Nach den oben wiedergegebenen Beschreibungen hat die Endodermis der Achse von Azolla mit Rindenschichten gemeinsame Initialen.

Die Epidermis von Azolla filiculoides ist nach Strasburgers (1873, S. 31) Angaben, die durch meine Beobachtungen bestätigt werden, von einer sehr dünnen Kutikula bedeckt und ist ebenso wie das Rindenparenchym großzellig und dünnwandig. Im Rindenparenchym finden sich keine Intercellularen oder Luftlücken; die Innenwand der an die Endodermis anstoßenden Rindenzellen ist etwas verdickt. Ebenso verhält sich nach Strasburger Azolla nilotica; diese Zellen sind an der inneren Seite weit stärker, hufeisenförmig verdickt und stark rotbraun gefärbt. Nach ihrer Bildung scheint die ganze Rinde abzusterben; sie ist in älteren Achsen gebräunt, die Zellen zickzackförmig in einandergreifend, doch fest, wie bei A. filiculoides, ohne Intercellularräume, die man sonst bei Wasserpflanzen anzutreffen pflegt, aneinanderschließend.

Die Endodermis (Fig. 15) ist wie die der Wurzel eine Primärendodermis, etwa 12zellig, die Zellen tangential gestreckt, ohne besondere Inhaltsbestandteile. Der Casparysche Streifen ist normal und färbt sich, wie schon van Tieghem und Douliot (1888, S. 544) beschrieben, mit Fuchsin und Jodgrün. Nach diesen Beobachtern wird von der Endodermiszelle wie bei Nephrolepis, Polypodium u. a. durch eine innerhalb des Casparyschen Streifens verlaufende Teilwand eine Parenchymzelle abgetrennt: „Man zählt oft acht, gewöhnlich neun so verdoppelte Endodermzellen im Umkreis des Centralcylinders; fünf entsprechen dann der Unterseite, vier der Oberseite der Achse.“ „Hier und da erhält eine Endodermzelle eine zweite, außerhalb der ersten, aber noch innerhalb des gewellten Streifens gelegene Teilwand, die die Endodermis an dieser Stelle dreifach macht.“ Diese unteren Teilzellen der Endodermis sind recht groß und stoßen direkt an Sieb- und Tracheeenteil (vergl. Tieghem 1888, S. 404, Sur le dédoublement . . .). Die Endodermis der Azolla-Achse ist demnach nicht doppelt oder dreifach, sondern hat eine oder zwei Parenchymzellen nach innen zu abgetrennt (vergl. S. 6 und Fig. 14).

Die Achse von Salvinia wird von einer ebenfalls sehr feinen, mitunter unregelmäßigen (durch zufällige Fremdbestandteile?) Kutikula bedeckt. Das Rindengewebe besteht aus zwei um die Endodermis liegenden Ringen parenchymatischer, runder, verdickter Zellen und aus von diesen radial ausstrahlenden, einschichtigen Zellplatten, die sich direkt an die Epidermis ansetzen. Hypodermatische Schichten fehlen also. Die Endodermis schließt lückenlos an die Rindenzellen an; ihre Außenwand hebt sich ohne Anwendung von Reagentien kaum von den angrenzenden Membranen ab. Die Endodermis ist auch hier eine normale, vielzellige, dünnwandige Primärendodermis, ohne besondere Inhaltsbestandteile, aus sehr vielen rundlichen, oder radial gestreckten Zellen bestehend, im Gegensatz zu Azolla. Bei S. natans

schien aus der Lage der an die Endodermis innen angrenzenden Parenchymzellen hervorzugehen, daß letztere, ebenso wie bei Azolla, durch eine tangentiale Wand von einer der Endodermzelle und ihr gemeinsamen Initiale abgetrennt wurde. Der Casparysche Streifen ist bei S. natans sehr schmal und nimmt nur den 3. oder 4. Teil der Radialwand ein (Fig. 16), während er bei S. auriculata, die sonst völlig mit S. natans übereinstimmt, merkwürdigerweise die ganze Radialwand einnimmt (Fig. 17). In Leitbündel von S. natans fielen mir intercellularenähnliche Gebilde auf, die an die Intercellularen des Isoëtes-Blattleitbündels (s. Kap. VI) im Aussehen erinnerten; auch konnte ich darin Reste einer Lamelle erkennen, die den Intercellularraum ausgekleidet haben mochte. Casparysche Streifen waren in den angrenzenden Zellen aber nicht entwickelt (vergl. Kap. VI). Vielleicht sind diese Intercellularen wie beim Isoëtesblatte durch Desorganisation von Tracheïden entstanden; Tracheïden selbst waren nämlich in den betreffenden Querschnitten überhaupt nicht zu bemerken.

Die Blätter von Salvinia natans.

Das Wasserblatt von Salvinia natans besitzt eine großzellige Epidermis. Eine normale Kutikula bedeckt sie nicht, denn weder gab Sudan eine Rotfärbung, noch widerstand die äußere Partie der Epidermiszellen nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle der Schwefel- und Chromsäure. Im Naturzustand sind die Zellen des ganzen Wasserblattes mit dem braunen Farbstoff der Farne getränkt, der die damit imprägnierten Zellwände gegen kalte concentrierte Schwefelsäure widerstandsfähig macht. Ebensowenig konnte an den mehrzelligen Haaren, die den Epidermiszellen entspringen, eine Kutikula nachgewiesen werden. Dasselbe gilt auch für die Oberfläche der Epidermis und der Haare des grünen Blattes von S. natans. Das unter der Epidermis des Wasserblattes gelegene Gewebe besteht aus einem die Endodermis umgebenden Ringe lückenlos schließender parenchymatischer Zellen, von dem aus speichenartig einschichtige Zellplatten nach der Epidermis hin ausstrahlen, die median gestellt sind und zwischen sich große Luftlücken lassen (siehe Fig. 18). Diese Anordnung der Luftlücken ist dieselbe wie in der Wurzel von Pilularia globulifera (s. Kap. IIa). Die Endodermis des Wasserblattes von S. natans ist eine Primärendodermis mit einem schmalen Casparyschen Streifen, entsprechend dem der Achse (Eau de Javelle und Methylenblau). Nach Querschnittbildern, die eine Anordnung von Endodermzellen und 1—2 darunterliegenden Parenchymzellen in radiale Reihen zeigen, kann man vermuten, daß auch hier mitunter Endodermzellen und Parenchymzellen gemeinsame Initialen gehabt haben. Auch hier schienen durch Desorganisation von Tracheïden entstandene Intercellularen, wie in der Achse, vorhanden zu sein (Fig. 18).

Man sieht aus dieser Beschreibung, daß die Wasserblätter von Salvinia mit den Wurzeln von Azolla große Ähnlichkeit haben (Fig. 14 und 18): beide besitzen keine Kutikula, beide haben ein zentrales, von einer wenigzelligen Primärendodermis umgebenes Leitbündel, das ebenso wie der ganze Querschnitt radial gebaut ist; auch hat Azolla nur eine oder ganz wenige Tracheïden. Unterschieden sind sie dadurch, daß Salvinia für sie typische, mehrzellige Haare, Azolla einzellige Wurzelhaare, Salvinia große Luftlücken, Azolla kleine Intercellularen und große, blasige Parenchymzellen aufweist.

III. Die Selaginellaceen.

Die Selaginellaceen zeigen uns unter den Pteridophyten die merkwürdigsten Eigenschaften der physiologischen Scheiden.

Die Wurzeln besitzen normale Epiblemzellen und normale Primärendodermzellen, die Eigenschaften aber ihrer Hypodermen, der Sekundär- und Tertiärzellen der Endodermis sind verschiedenartig ausgebildet. Die Endodermis der Wurzeln bilden dem Sekundärzustande der Filicales und Angiospermen anscheinend analoge Sekundärzustände aus in morphologisch verschiedenartiger Weise. Einmal wird der Sekundärzustand bei manchen Species durch Auflagerung reiner Suberinlamellen, die mikrochemisch von denen der Filicales und Angiospermen etwas abweichen, gebildet; ferner kommen Species vor, bei denen

die Auflagerung einer kutisierten Kohlehydratlamelle statt der Suberinlamelle erfolgt; ferner solche, bei denen eine sekundär erfolgende Kutisierung der Primärmembran den Sekundärzustand der Endodermis bewirkt. In ganz ähnlicher Weise ist auch die bisher bei den Pteridophyten nur hier gefundene Interkutis teils mit normalen Suberinlamellen, teils mit kutisierten Kohlehydratlamellen ausgekleidet. In bezug auf diese Gewebe würden weitere Untersuchungen an den 500 Species von Selaginella, von denen ich nur einige zwanzig untersuchen konnte, wohl noch weitere interessante Einzelheiten aufzeigen.

Interessant gestaltet sich auch das Verhältnis bei den Achsen. In der Spitze der Achse findet sich an der Grenze der Rinde keine normale Primärendodermis, sondern eine Region, in welcher die Zellen sehr frühe alle in der Mittellamelle auseinanderweichen. Jede Zelle bekommt dann einen ringförmigen Casparyschen Streifen normaler Reaktion. Ein Sekundärzustand findet sich nicht, wohl aber wird eine Kutikula aus bestimmten Zellen des Centralcylinders und den Endodermzellen, mindestens bis zum Casparyschen Streifen hinreichend, ausgeschieden.

Von den Selaginellaceen vermutet Herr Prof. Arthur Meyer, daß auch sie von sumpfbewohnenden, vielleicht amphibischen alten Formen abstammen, deren Zweige, wenigstens zeitweise, auf dem Wasser schwimmen sollten. So würden sich unter anderem die großen Luftlücken in den Achsen verstehen lassen. Bei Bildung des Luftraumes hätte das Auseinanderweichen der Endodermzellen stattgefunden, die nun nur die dünnen Trabekelbahnen regulierend abzuschließen hätten. Der eigentliche physiologische Abschluß der Luftlücke würde durch die innere Kutikula besorgt, die zugleich beim Eindringen des Wassers in den Intercellularraum schützend gegen Auswaschen der Nährstoffe wirken würde. Auch das Vorkommen der größeren mit Kutikula abgeschlossenen Intercellularräume in den Wurzeln würde auf den ursprünglichen Standort der Gruppe hindeuten. Wo der Anschluß dieser Familie zu suchen sei, sei schwer zu sagen. Es könne daran gedacht werden, daß die Selaginellaceen aus älteren Formen, denen nur eine Primärendodermis eigen gewesen sei, sich in neuerer Zeit entwickelt hätten, so daß bei unseren Spezies gleichsam noch die verschiedenen Versuche zur Erwerbung der Sekundärendodermis vorlägen. Zu den Filicales schienen sie keine Beziehungen zu haben.

Die Achse der Selaginellaceen.

Die Achsenspitze von Selaginella zeigt bei den einzelnen Arten verschiedene Arten des Scheitelwachstums, sogar bei derselben Spezies Verschiedenheiten. Eine zusammenhängende Bearbeitung dieser Frage ist noch nicht vorhanden.

Bei den meisten Selaginellen (z. B. S. serpens, Martensii, viticulosa, hortensis) meint Russow (1873, S. 175) eine durch Größe und Form von den übrigen Zellen des Vegetationskegels sehr verschiedene Scheitelzelle, welche sich durch zur Längsachse geneigte Scheidewände teilt, zu finden. Eine gleiche Scheitelzelle gibt Pfeffer (1871) für S. Martensii an. Treub (1877, S. 101) fand jedoch bei dieser Spezies, daß die jungen Seitenzweige der Achse zunächst ohne eine Scheitelzelle wachsen, erst später mit einer vierseitigen, die sich dann fast immer in eine zwei- oder dreiseitige umwandelt. Zwei Scheitelzellen besitzt S. Wallichii; doch geht die weitere Differenzierung, selbst die ersten Teilungen der Segmente in der bei den meisten Selaginellen gewohnten Weise vor sich (Strasburger 1873, S. 115). Ein anderer Teil der Selaginellen wächst ohne Scheitelzelle. So S. arborescens, Pervillei, Lyallii und Wallichii nach Russow (1873, S. 176) (Strasburger, wie eben gesagt, zeigte das Irrtümliche dieser Angabe bei S. Wallichii); die Zellen des Scheitels seien angeordnet aus pinselartig nach außen divergierenden Zellenlinien, deren jede an ihrem äußeren Ende fortwächst. „Die äußerste, den Vegetationskegel überziehende Schicht verhält sich aber abweichend von der entsprechenden bei Phanerogamen; während bei letzteren die Zellen der äußersten Schicht nur durch zur Oberfläche senkrechte Wände sich teilen, woher die besagte Schicht gegen das Innere scharf abgegrenzt ist, teilen sich bei den genannten . . . . . Selaginella-Arten die äußersten Zellen des Scheitels durch Scheidewände, welche sowohl senkrecht zur Oberfläche als auch parallel zu derselben laufen; es erzeugen somit die Zellen des Scheitels nicht nur die äußerste, den Vegetationskegel umkleidende Schicht (wie bei den Phanerogamen), sondern auch innere Zellen des Vegetationskegels; es differenziert sich daher hier, wie

bei sämtlichen Achsenorganen, das Hautgewebe oder richtiger das Dermatogen später als das Procambium*) der Leitbündel und das Grundgewebe." Hegelmaier (1874, S. 517) findet bei S. spinulosa keine Scheitelzelle; das scharf abgesetzte Dermatogen teile sich nur durch senkrechte Scheidewände. „Die unterliegenden, die Initialen des ganzen Innengewebes des Stengels darstellenden Meristemmassen zeigen dagegen keine deutliche Schichtenbildung und überhaupt keine erkennbare Ordnung." Peripheres und centrales Scheitelmeristem gingen demnach aus gemeinsamen Initialen hervor. Bruchmann (1897, S. 15) bestätigt das Fehlen der Scheitelzelle bei S. spinulosa; das Dermatogen gehe aber anti- u n d perikline Teilungen ein; auf die gipfelständigen Zellen, wie auch auf die benachbarten, obeliskenähnlichen oder prismatischen Formen müsse das ganze Gewebe des Scheitels genetisch bezogen werden. „Während nun auf die periklinen Teilungen der Zellen der Scheitelmitte die Entstehung des achsilen Urmeristems des Scheitelinneren zurückzuführen ist, geben die der Scheitelmitte angrenzenden, oberflächlich gelegenen Zellen durch die gleiche Teilung hauptsächlich der Rinde den Ursprung, ohne daß hier ein gesonderter Aufbau von Periblem und Plerom erkennbar wird. Wenn auch scheitelwärts das Wachstum der Oberflächenzellen mehr und mehr erlischt, so kommt es doch erst spät zur Absonderung der Epidermis. Selbst unterhalb der jungen Blatthöcker trifft man immer noch perikline Teilungen in der peripherischen Zellschicht an. Das Innere des Sproßscheitels besteht aus einem wenig geordneten Teilungsgewebe, in dem das achsile Meristem durch seine langgestreckten Zellen meist deutlich hervortritt. Die Anlage der ersten Spiraltracheïden wird meist erst unterhalb der jungen Blattanlagen bemerkbar. Auch hier führt die Verfolgung der Entwicklung des lakunösen Gewebes auf eine Bestätigung der für Selaginella Martensii gemachten Angaben, daß dieses Gewebe und die Bündelscheide durch tangentiale Teilungen aus denselben Mutterzellen entstehen und entgegen anderen Ansichten zum Grundgewebe zu nehmen sind." Eine Bemerkung Naegelis besagt (1877, S. 203), daß der Stammscheitel von Selaginella ciliata bald ein dem Phanerogamenscheitel ganz ähnliches Bild, bald eine unzweifelhafte Scheitelzelle zeigt. Russow (1873, S. 134 und 197) rechnet die Endodermis (das Lakunargewebe) bei Selaginella zum Grundgewebe, also zur Rinde, und das dem „Pericambium der Wurzelstränge" entsprechende Gewebe gehöre seinem Ursprunge nach zum Leitbündelgewebe. Nach Treub teilen sich die Mutterzellen des Lakunargewebes tangential in die innen liegenden Endodermzellen und in von diesen nach außen gelegene, sich radial weiter teilende Elemente. Vladescu (1889, S. 263) beschreibt das Spitzenwachstum von Selaginella-Arten mit zweiseitiger Scheitelzelle (Speciesnamen gibt er nicht). Durch eine erste antikline Wand wird das Segment in zwei Hälften zerlegt; jede Hälfte teilt sich tangential in drei Zellen; aus der äußersten geht Epidermis und Rinde, aus der innersten das Gefäßbündel hervor. Der mittleren Zelle entstammen drei Lagen: das den Siebteil umgebende, als „Pericykel" zu betrachtende Gewebe; das innere Rindengewebe; zwischen diesen beiden das Lakunargewebe, das entweder einfach bleibt und zur Endodermis direkt wird, oder sich an seiner Außenseite noch vermehrt und seine i n n e r s t e n Zellen zu Endodermzellen umwandelt. Strasburger (1891, S. 457) findet diese Entwicklung seinen eigenen Resultaten der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bei Selaginella entsprechend. Dieser Ansicht scheint sich auch Bruchmann (1897, S. 8) anzuschließen. Nur van Tieghem (1888, Limite etc. S. 373 ff.) behauptet, wohl mit Unrecht, den gemeinsamen Ursprung von peripherem Leitbündelgewebe („Pericykel") und Leitbündelgewebe, entsprechend dem Verhalten der übrigen Farne. Ist Vladescus Darstellung richtig, so wäre die Entwicklung der Endodermis hier der von Azolla ungefähr entsprechend; es ginge dann auch hier die Endodermiszelle mit Rindenzellen zusammen aus einer gemeinsamen Initiale hervor; diese Initiale wiederum entstammte zusammen mit s o l c h e n Zellen, die dann peripheres Leitbündelgewebe geben, einer weiteren, jüngeren Initiale.

Über die w e i t e r e Ausbildung der Endodermzellen sagt Strasburger (1891, S. 458): „Die für die Selaginellen charakteristische, seitliche Trennung der Endodermzellen vollzieht sich schon in geringer Entfernung vom Vegetationspunkte und ist Folge frühzeitig unterbliebener radialer Teilungen innerhalb dieser Zellschicht. Zu der Zeit, wo die Vasalprimanen in Funktion treten, sieht man die zur Bildung der Endodermis bestimmten Zellen seitlich auseinanderweichen und radiale Streckung erfahren. In diesen isolierten

*) = Meristem.

Zellen folgen hierauf erst die tangentialen Teilungen, in welchen nur die innerste Zelle als Endodermiszelle ausgebildet wird.“ Mikrotomschnitte durch die Achsenspitze von Selaginella Erythropus bestätigten mir die Richtigkeit dieser Darstellung; in geringem Spitzenabstande (etwa 1 mm), tritt die erwähnte Trennung ein, und bald darauf, in etwa 2—3 mm Spitzenabstand, findet man neben unveränderten innersten Trabekelzellen solche, auf deren Radialwand der Casparysche Streifen zu sehen ist; zu gleicher Zeit bildet sich auch die Kutikula an dem Trabekulargewebe aus.

Die Verzweigung der Achse ist nach Pfeffer (1871) dichotomisch, nach Bruchmann (1897, S. 18 ff.) eine modifiziert dichotomische, oder falsch monopodiale, die durch frühzeitige Bevorzugung eines Gabelastes gekennzeichnet ist; nach Treub (1877, S. 106) ist die Verzweigung monopodial, obwohl man sie seiner Beschreibung nach ebenso als modifiziert dichotomisch deuten kann.

Die von einer Kutikula bedeckte Epidermis ist meist dickwandig und verholzt und hebt sich gewöhnlich deutlich von den darunterliegenden Schichten ab; Spaltöffnungen fehlten in ihr. S. lepidophylla soll nach Wojinovic (1882, S. 8) unter der Epidermis „eine 2—3 Reihen starke Schicht von dünnwandigen, kreisrunden bis elliptischen Zellen besitzen. Diese Schicht, ein Wassergewebe vorstellend, ist scharf von dem darauf folgenden Parenchymgewebe abgesetzt und innig mit der Epidermis zu einem starken Hautgewebe verbunden.“ Dagegen sagt Gibson (1894, S. 160), die stark verdickte Epidermis unterscheide sich kaum von den ebenfalls stark verdickten, darunter liegenden Schichten. Ich fand diese letztere Beschreibung für die untersuchten stärkeren Zweige richtig. Auch bei S. spinulosa ist die Epidermis stark verdickt (Bruchmann 1897, S. 7). Eine Hypodermis fehlt; die Rinde besitzt meist direkt unter der Epidermis einen mehr oder weniger starken Ring intercellularenfreier, verholzter sklerenchymatischer Zellen; von Gibson (1894, S. 146) wurde dieser Ring Stereom oder Hypodermis benannt. Es können 1—20 und mehr dieser Zellschichten entwickelt sein. In den kriechenden Rhizomen fehlt dieses Gewebe ganz. Nach innen schließt sich, durch Übergänge verbunden, die parenchymatische, mehr oder weniger Intercellularen führende Innenrinde an. Viele Arten führen kieselhaltige Ablagerungen in der Rinde (Gibson 1893). Bei S. uncinata und lepidophylla bemerkte ich eine Korklamelle innerhalb der Intercellularen, die in der Nähe der Lakune die Rindenzellen bildeten.

Das Leitbündel der aufrechten Selaginella-Achse ist bekanntlich von der Rinde durch eine hohlcylindrische Lakune getrennt und ist gleichsam aufgehängt in ihr durch quere Zellfäden, die Trabekeln, die Innenrinde und Leitbündel verbinden. Diese Zellfäden sind entweder einzellig und besitzen in ihrer Wandung, die Zelle tangential ringförmig umgebend, den Casparyschen Streifen, oder diese Fäden sind durch Tangentialteilungen mehrzellig (s. o.); in letzterem Falle besitzt die innerste, an das Leitbündel stoßende Zelle den Casparyschen Streifen, während die außen liegenden Teilprodukte durch weitere Teilungen einen Haufen oder ein Büschel von Zellen bilden können, die sich unter Umständen verzweigen, anschwellen und die Lakune mehr oder weniger ausfüllen. An der Erfüllung der Lakune können sich übrigens auch andere von der Rinde oder vom Leitbündel ausgehende Zellen beteiligen. Die Lakune wird mehr oder weniger vollständig von einer Kutikula ausgekleidet.

Das Leitbündel der Achse von Selaginella wird umgeben von einem bis fünfschichtigen, mit dem Leitbündel in festem Zusammenhang stehenden parenchymatischen Gewebe. Dessen Zellen können Chlorophyll führen, ebenso die mit den Endodermzellen verbundenen Trabekularzellen, während die Endodermzellen selbst immer chlorophyllfrei sind.

Wie unten weiter ausgeführt ist, haben die inneren Trabekelzellen die Eigenschaften von Endodermzellen; nur schließen sie nicht lückenlos aneinander, und ihr Casparyscher Streifen ist sozusagen in Längshälften zerlegt. Wir müssen untersuchen, wie die ungewöhnliche Anordnung dieser Zellen zu einer Endodermis zu verstehen ist. Wie in der Einleitung ausgesprochen ist, rechnen wir die Rinde auch hier bis zur Endodermis (einschließlich dieser), unbekümmert um die oben dargelegte Entwicklungsgeschichte der Initiale, aus der Rindenschichten, Trabekular- und peripheres Leitbündelparenchymgewebe hervorgehen. In der Literatur treten uns folgende Auffassungen dieser Punkte entgegen. Russow (1873, S. 134) will das Trabekulargewebe als Analogon der Schutzscheide auffassen; Bruchmann (1897, S. 8) will festhalten, „daß auch hier in dem Stengel der Gattung Selaginella mit dem Namen Endodermis oder

Schutzscheide nur das Gewebe bezeichnet werde, welches die wichtige Funktion zu erfüllen hat, dem Gefäßbündel einen mechanischen Schutz angedeihen zu lassen und den Säftestrom desselben gegen das Rindengewebe abzudämmen; so können wir hier nur die an den Luftraum grenzende Gefäßbündelscheide*) als Endodermis des Stengels bezeichnen." Leclerc du Sablon (1899, S. 207) und Vladescu (1889, S. 264), Strasburger (1890, S. 456) sowie van Tieghem (1888, Limite ... S. 373 ff.), letzterer aber aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen, sprechen die innersten Trabekelzellen als Endodermis an. Gibson (1897, S. 149) will die Ausdrücke „Pericykel" und „Endodermis" (im zuletzt angeführten Sinne) nur zur Hilfe bei der Beschreibung benutzen.

Den Casparyschen Streifen bemerkte zuerst Hegelmaier (1874, S. 523) als schmälere oder breitere vorspringende, ringförmige Verdickung der äußeren Fläche der Wand, die sich nach Behandlung mit Chlorzinkjod dunkelgelb von der im übrigen schön blau gefärbten Zellwandung abhebe. In jungen Stadien färbe sich die ganze Zellwand der betreffenden Zelle nur blau. Strasburger (1891, S. 456) nennt dieses Band kutinisiert und findet bei Behandlung mit Schwefelsäure, daß die ganze freie Oberfläche des Leitbündels von einer Kutikula bedeckt ist, die sich mindestens bis zu dem „kutinisierten" Bande, meistens aber bis zum Ende der Endodermzelle fortsetzt. Leclerc du Sablon (1889, S. 208) meint, der Casparysche Streifen (cadre subérifié) sei verkorkt und etwas verdickt, zeige aber im allgemeinen keine Faltungen; auch Vladescu (1889, S. 265) spricht von einer ringförmigen Verdickung der Endodermzellen, die man bei jungen Zellen als zwei dunkle seitliche Punkte (points obscurs de Caspary) sähe. Bald verkorke zunächst dieser Ring, dann die ganze Endodermzelle und diese Verkorkung setze sich auf alle die Lakune begrenzenden Zellaußenseiten fort. Van Tieghem (1891, S. 1435) schreibt der Endodermis gewellte und verkorkte Wände zu. Bruchmann (1897, S. 8), der ja die äußerste Parenchymschicht des Leitbündels als Endodermis bezeichnet, findet bei S. spinulosa eine Verkorkung der nach dem Luftraume zugekehrten Wandseite dieser Zellen früh eintreten; nach dem Schnitte zeigen sie oft wellige Faltung. Ihre Verdickung bestehe aus Cellulose, und eine Tüpfelung sei an den radialen und den dem Gefäßbündel zugekehrten Wänden bemerkbar. Durch Färbung mit Chlorzinkjod sähe man die Wände der die Lakune quer durchziehenden Zellen deutlich in gelblicher bis gelbbrauner Färbung, die ebenso wie Färbung mit Safranin, die „Verkorkung dieser genannten Zellwände" bestätige. Anscheinend durch die nicht ganz genaue Beschreibung Vladescus beeinflußt, kommt Gibson in seiner Monographie (1894, S. 150) zu einer eigenartigen Darstellung. Er glaubt das „cuticular band" außen um die Zelle herumlaufend (vergl. seine Fig. 57 u. 58) und erklärt es als ein Stück Kutikula, das die Endodermzelle bedeckte, das aber durch deren weiteres Wachstum isoliert wurde und nun ringförmig die Mitte der an beiden Enden gewachsenen Zelle umgebe; er sagt: „Ich betrachte diese eigentümliche Kutikularisierung nur als speziellen Fall der allgemeinen Kutikularisierung, die an den der Luft ausgesetzten Zellwänden eintritt, und die Ringform als Folgeerscheinung, bedingt durch die Verlängerung der Endodermzelle . . . ." In manchen Fällen seien zwei oder mehr Endodermzellen von einem gemeinsamen „cuticular band" umgeben (S. 198); bei S. Braunii seien die Endodermzellen selbst mitunter verzweigt. Ferner gibt er an, daß bei der „gewöhnlich mit gut ausgebildetem Kutikularring versehenen" Endodermzelle mit dem Alter die Kutikularisation sich über die ganze Wand ausbreitet, und daß in anderen Fällen (niederliegende Achse von S. spinulosa und Lyallii) die ganze Zellwand frühzeitig gleichmäßig kutikularisiert ist. Von Bruchmann (1897, S. 7) ist die Lakunarkutikula an der freien Rindenoberfläche nicht beobachtet worden. Gibson (1894, S. 199) gibt an, daß die Wände des peripheren Leitbündelparenchyms, die an die Lakune anstoßen, von einer mehr oder weniger deutlichen Kutikula bedeckt seien, während die Wände der Endodermzellen selbst, wie eben angeführt, kutikularisiert seien. In der kriechenden Achse gewisser Arten ist nach ihm (1894, S. 199) überhaupt kein deutliches Trabekulargewebe entwickelt, so daß das periphere Leitbündelparenchym mit der Rinde direkt zusammenhängt; so sagt er von S. inaequalifolia (1894, S. 181): „In der einzigen Stele der primären kriechenden Achse ist das Pericykel nicht deutlich von der inneren Rinde verschieden, und kutikularisierte Endodermzellen gleich denen der aufrechten Achse fehlen ganz." In der kriechenden Achse von S. laevigata var. Lyallii hänge das hier

*) Er meint das periphere Leitbündelparenchym.

hohlcylindrische Leitbündel mit der Rinde zusammen, abgesehen von wenigen schmalen Intercellularen. In diesen Intercellularen verlaufen den Endodermzellen entsprechende Zellen, deren Wände keinen Casparyschen Streifen besäßen, aber gänzlich kutikularisiert seien. Das centrale Parenchym (oder ein weiteres, an Stelle des Parenchyms entwickeltes Leitbündel) des hohlen Leitbündels sei umgeben von Endodermzellen, die „vollständig kutikularisiert sind und in einer unregelmäßigen und nicht deutlichen Lakune liegen" (Gibson 1894, S. 181 und Fig. 76 und 93).

Meine eigenen Beobachtungen zeigten mir, wie erwähnt, die Richtigkeit der durch Strasburger (S. 18) gegebenen Beschreibung des Auseinanderrückens der jungen Endodermzellen und der Entstehung der Lakune. Entgegen Gibson und Bruchmann konnte ich bemerken, daß die Lakunarkutikula überall, also auch auf der inneren Rindenoberfläche vorhanden war bei S. bellula, denticulata, lepidophylla, während sie bei anderen untersuchten Spezies nur an der Leitbündeloberfläche und Endodermzellenoberfläche zu sehen war; eine Doppelfärbung mit Methylenblau und Sudan ließ sie als rote Linie auf den blauen Zellwänden hervortreten; bei dieser Färbung war auch der Casparysche Streifen deutlich unter der Kutikula erkennbar (Fig. 19).

Der Casparysche Streifen zeigt in seinem Verhalten, abgesehen davon, daß er gleichsam halbiert ist (in allen anderen Fällen haben ja zwei Zellen in ihren Radialwänden je einen Streifen gemeinsam), und davon, daß eine Wellung fehlt, das gewohnte Bild. Sicherlich ragt er nicht nach außen vor, sondern ist, wie mit Reagentien (Eau de Javelle, Chlorzinkjod, Sudan, Phloroglucin, Chromsäure, Methylenblau) leicht zu erkennen, eine ganz in derselben Weise veränderte Membranpartie wie bei den Filicinen (Fig. 19 u. 20).

Mit Rücksicht auf Gibsons Angaben war es mir von Interesse, festzustellen, wie in den kriechenden Achsen die Endodermis sich gestaltete. In der kriechenden Achse von S. Erythropus und grandis fand ich nun Lakune, Kutikula und Trabekulargewebe deutlich erkennbar; genauer untersuchte ich S. inaequalifolia.

Ich schnitt eine kriechende Achse einer Pflanze, die aus Stecklingen gezogen war und deren Achsen höchstens ein Jahr alt sein konnten, wahrscheinlich etwas weniger. Es war ein Leitbündel vorhanden; eine Lakune war ausgebildet, aber eng, von vielfach gekrümmten Trabekularzellen durchsetzt, in denen man nur hin und wieder günstige Stellen fand, die den Casparyschen Streifen wie gewöhnlich in Ringform zeigten. Eine deutliche, durch Sudan sich rötende Lakunarkutikula überzog Leitbündel- und Endodermzellen-Oberfläche, auf der Rindenzellenfläche schien sie meist zu fehlen. Wohl berührten sich in einigen Fällen (infolge der Präparation?) Leitbündel- und innere Rindenoberfläche direkt, immer aber war die Kutikula zwischen beiden vorhanden und nie zeigte sich das Bild einer durchgehenden, normalen Verbindung zu einem nicht mehr trabekulären Gewebe.

Schließlich will ich noch hinweisen auf eine Schicht „verkorkter" (wohl nur Primärendodermzellen? vergl. die betr. Zeichnung Fig, 11 und 12 bei Bruchmann 1897 und S. 10) endodermähnlicher Zellen, durch die das sekundäre Meristem des Stammgrundes von S. spinulosa in zwei Teile geschieden wird; diese Schicht konnte ich selbst leider nicht untersuchen.

Die Wurzelträger.

Die Wurzelträger der Selaginellaceen sind bekanntlich eigentümliche fädige, dünne, meist unverzweigte Organe von gelber, brauner oder grüner Farbe, die aus bestimmten Stellen, den Verzweigungsstellen der Achsen, entspringen und aus ihrer Spitze die Wurzeln endogen hervorgehen lassen. Sie besitzen keine Wurzelhaube, eine Kutikula und einen starken peripheren Sklerenchymring; die Endodermis ist, im Gegensatz zu der der Achse, eine normale.

Die Wurzelträger kommen nach Bruchmann (1897, S. 39 und 1905, S. 150) allen Selaginella-Arten zu und sind entweder kurze, leicht übersehbare basale Stielchen oder viele Zentimeter lang werdende, sich dichotomisch*) verzweigende Organe; keine Wurzel entsteht ohne Wurzelträger. Gibson (1902, S. 454) scheint die Bruchmannsche Angabe ganz entgangen zu sein, da er ein direktes Entstehen von Wurzeln aus der Achse angibt, sogar bei S. grandis und S. Erythropus, bei denen ich selbst mehrere cm lange, deutliche

*) Nach van Tieghem und Douliot (1888, S. 399) ist die Verzweigung der der Farnwurzeln entsprechend.

Wurzelträger sah. Die Entstehung der Wurzelträger aus der Achse ist exogen (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 124) und geschieht aus einer embryonalen Zelle der Sproßperipherie (van Tieghem und Douliot, 1888, S. 552; Bruchmann 1897, S. 32 und 1905, S. 154). Das Scheitelwachstum geschieht nach Naegeli und Leitgeb (1868, S. 125) durch eine erst dreiseitige, dann wahrscheinlich zweiseitige Scheitelzelle; nach Bruchmann (1905, S. 156) erst durch eine dreiseitige, dann durch eine vieresitige Scheitelzelle; nach wenigen Teilungen werde letztere aber durch peri- und antikline Wände zerlegt, und ein Längsschnitt zeige dann eine fächerförmige Anordnung der Zellen, und bald entständen im Inneren des Scheitels endogen die Wurzelanlagen. Das Innere des Vegetationskegels differenziert sich nach Treub (1877, S. 112 ff.) derart, daß durch Tangentialteilungen peripherer Zellen Epidermis und „hypodermatische Schichten" entständen, während am Aufbau des Leitbündels die basalen Segmente und Anteile der vier seitlichen Segmente der vierseitig prismatischen Scheitelzelle (S. Martensii) teilnähmen. Außerhalb des Leitbündelgewebes, also aus der innersten Rindenschicht bilde sich die Endodermis; die innerhalb dieser gelegene Partie entspreche dem „Pericykel" (gaine de phloème) der Achse, und gehöre demnach entwicklungsgeschichtlich ebenfalls zur Rinde.

Die Anatomie des Wurzelträgers hat in den uns hier interessierenden Punkten kaum Beachtung gefunden. Man nahm die wesentliche Übereinstimmung seines Baues mit dem der Wurzel an. Gibson (1902, S. 456) übergeht sogar in seiner kürzlich erschienenen Monographie die Resultate Bruchmanns (1897) völlig (obwohl dessen Name im Literaturverzeichnis mit aufgeführt ist); er will nur einen oberirdischen und unterirdischen Teil der Wurzel unterscheiden und bemerkt: „Betreffs der Anatomie wird aus der vorliegenden Arbeit zu ersehen sein, daß der oberirdische und der unterirdische Teil der Wurzel wesentlich identische Gestaltung aufweist." Tatsächlich haben sich aber bei genauer Untersuchung ganz bedeutende Unterschiede herausgestellt zwischen der kompliziert gebauten Wurzel und dem höchst einfach gebauten Wurzelträger.

Die Epidermis des Wurzelträgers ist stark sklerenchymatisch verdickt.

Eine Hypodermis in dem anfangs dargelegten Sinne ist nie vorhanden; das periphere Rindengewebe besteht aus einem peripheren, oft sehr vielschichtigen Sklerenchymmantel, der nach innen zu in Parenchym übergeht. Sarauw (1891, S. 54) behauptet, die verdickten Zellwände des Sklerenchyms seien verkorkt, da sie mit Kalilauge intensiv gelb, mit heißer Kalilauge rötlichgelb werden und quellen, von konzentrierter Chromsäure und Schwefelsäure nicht angegriffen werden, mit Phloroglucin sich schwach bräunlichgelb färben, nach längerem Liegen in Eisenchlorid schwach auf Gerbstoff reagieren, und da in konzentriertem Kaliumbichromat fast nur der Zellinhalt braun würde durch Anwesenheit von Gerbstoff. Eine Verkorkung läßt sich aus diesen Reaktionen natürlich nicht beweisen, und meine eigenen Befunde zeigten, daß die Sklerenchymfasern immer nur aus schwach verholzten Kohlehydratlamellen bestehen.

Solange die Leitbündel des Wurzelträgers, aus dem Achsenleitbündel hervorkommend, sich noch nicht außerhalb der Achse befinden, setzt sich die Luftlücke des Achsenleitbündels in den Wurzelträger hinein fort (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 127; Gibson 1902, S. 457). Ich fand andererseits bei S. uncinata in der Rinde des Wurzelträgers, etwa drei Zellschichten von der Endodermis entfernt, auch später in größerer Anzahl ausgedehnte Intercellularen, die innen mit einer deutlichen Kutikula ausgekleidet waren (vergl. dieselbe Erscheinung in der Wurzel). Diese Intercellularen waren in älteren Regionen recht ausgedehnt und häufig; eine völlige Trennung der Rinde von einem inneren Cylinder findet jedoch nicht statt; ihre Lage entspricht aber, wie man sieht, nicht der des Trabekulargewebes der Achse, da sie nirgends an den Centralcylinder selbst anstoßen.

Die Endodermis ist eine meist im Primärzustande verbleibende Endodermis, deren Zellen lückenlos verbunden sind und nicht in gleichmäßiger Reihe liegen; dadurch wohl wurde Bruchmann (1905, S. 160) zu der Annahme gebracht, diese Endodermis sei mehrschichtig (S. Kraussiana), denn ich selbst fand sie immer nur einschichtig. Die Endodermis zeigte hier genau dasselbe Bild wie die der Wurzel, auch betreffs der Verkorkung einzelner Zellen (vergl. Fig. 21). S. Douglasii wurde auf letztere Erscheinung hin etwas genauer untersucht. Die Wurzelträger dieser kleinen, kriechenden Art wurden wenige cm lang. In der Endodermis fand ich Primärzellen, deren Außenwandung, wie fast allgemein bei

Selaginella, schwach verholzt war (tiefere Färbung mit Methylenblau und mit Phloroglucin). Daneben kommen Sekundär- und Tertiärzellen vor. Die Suberinlamelle rötete sich in Sudan wie eine normale Korklamelle, löste sich aber in Chromsäure, nachdem sie vorher in Tröpfchen zusammengeflossen war. Merkwürdigerweise wurde sie von Methylenblau stark blau gefärbt, von Phloroglucin schwach rot. Die Tertiärschichten der Tertiärzellen sind nicht sehr dick, füllen aber nach Kochen in Kalilauge das Zelllumen fast aus; sie bestehen aus Kohlehydratlamellen. Diese Zellen verhalten sich genau so wie die entsprechenden der Wurzel von S. uncinata (niederliegende Form).

Ich will hier nicht auf die Frage eingehen, ob die Wurzelträger von Achsen oder Wurzeln abzuleiten sind — denn nur so kann man diese Frage stellen, da die Wurzelträger auf dem Punkte ihrer jetzigen Entwicklung zweifellos Organe sui generis sind —; ich will nur die neuen Punkte noch einmal hervorheben. Einmal unterscheiden sich die Wurzelträger ganz scharf in der Ausbildung der Rinde von den Wurzeln: bei diesen Ausbildung hochentwickelter Hypodermen, denen der Phanerogamen gleich, bei jenen nur ein einfacher Sklerenchymcylinder, dem der Achse ähnlich. Die Ausbildung von Intercellularen, die mit einer Kutikula ausgekleidet sind, in der Nähe der Endodermis erinnert an das Trabekulargewebe der Achse, kommt aber auch in einzelnen Fällen der Wurzel zu. Die Endodermis des Wurzelträgers gleicht völlig der der Wurzel; hier fehlt ein weiterer Vergleichspunkt mit der Achse insofern, als ich leider aus Mangel an geeignetem Material nicht genau feststellen konnte, ob in kriechenden Achsen das Trabekulargewebe wirklich ganz unterdrückt wird und ob dann die Endodermis eine Ähnlichkeit mit der der Wurzel bekommt, oder ob die Endodermis auch in kriechenden Achsen, wie ich glauben möchte, nur in der Form des Trabekulargewebes auftritt.

Die Wurzel.

Die Wurzeln von Selaginella sind weiß, reich verzweigt und oft sehr dünn (0,1 mm). Sie gehen, wie oben erwähnt, fast immer endogen aus den Wurzelträgern hervor. Wirklich nachgewiesene Ausnahmen hiervon sind die nach den drei ersten entstehenden Wurzeln von Selaginella spinulosa, die aus einem sekundären, im innersten Rindengewebe des Stammgrundes gelegenen Meristem endogen entstehen (Bruchmann 1897, S. 40) und ferner die bei gewissen Regenerationen auftretenden Wurzeln (Goebel 1905, S. 205 ff.); bei S. Kraussiana entspringen sie dann aus der äußersten Leitbündelschicht (Gefäßbündelscheide Bruchmanns) der Achse (Bruchmann 1905, S. 162), oder durch Vermittlung der Endodermis des Wurzelträgers in gewissen Fällen (ebenda S. 161).

Das Scheitelwachstum der Selaginella-Wurzel geschieht nach Naegeli und Leitgebs Annahme mit einer Scheitelzelle (1868, S. 129), nach Pfeffer bei der Keimwurzel von S. Martensii mit einer vierseitigen (1871, S. 45), nach Russow (1873, S. 136) mit zwei bis drei nebeneinanderliegenden (S. hortensis), nach Treub (1877, S. 116) mit einer dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle, ebenso nach van Tieghem und Douliot (1888, S. 397, sowie Traité II, 1891, S. 1437); nach diesen beiden Autoren verliefe die weitere Entwicklung ebenso wie bei den Farnen. Nach Treub sondere sich das Epiblem sehr nahe dem Scheitel ab; zur selben Zeit oder etwas später, unabhängig vom Epiblem, die äußerste Rindenschicht; die innerste Rindenschicht werde zur Endodermis; die unter letzterer liegenden peripheren Leitbündelschichten seien als Pericambium zu bezeichnen und gehörten, im Gegensatz zu Achse und Wurzelträger, entwicklungsgeschichtlich dem Leitbündel an. Bruchmann (1897, S. 27) gibt für S. spinulosa an: „Wir haben es also auch hier, wie im Scheitel der Sprosse, mit einer aus prismatischen Zellen bestehenden Zellgruppe zu tun, welche die gemeinsamen Initialen für Dermatogen, Periblem und Plerom darstellen, ohne daß hier von einer oder mehreren persistenten Scheitelinitialen geredet werden könnte, die etwa gleiche Form und Teilungsart erkennen ließen. Sondern auch hier erhält die jedesmal die Mitte des Scheitels einnehmende Zelle oder Zellgruppe (welche nur in dem Innehalten der scharfen Abgrenzung nach der Wurzelhaube hin beharrlich ist) an dieser dominierenden Stelle mehr als die seitlichen Zellen die Fähigkeit, durch antikline Teilungen nach allen Seiten und durch perikline nach dem Wurzelinnern Segmente abzugeben. Aus diesen letzteren geht der centrale Teil der Wurzel, das Plerom, und zum Teil auch der angrenzende Teil des Periblems hervor. Die von den Initialen nach den Seiten abgegebenen Segmente tragen noch durch weitere perikline Tei-

lungen zur Vervollständigung des Periblems bei, und wenn scheitelabwärts bei solchen Zellen die Fähigkeit, letztere Teilungsart weiter einzugehen, erlischt, ist ihre Differenzierung zu einer Dermatogenzelle eingetreten, welche ja nur antikline Teilungen hervorzubringen vermögen. Wie ein Blick auf Fig. 34, Taf. II zeigt, tritt diese Differenzierung des Dermatogens ziemlich hoch am Wurzelkörper auf. Wenn dieselbe scheitelaufwärts nur noch auf wenige Zellen weiter fortgesetzt worden wäre, so würde hier der Scheitel von einer vollständig gesonderten Dermatogenschicht überzogen sein. In dem das Innere der Wurzelspitze ausfüllenden Meristemkörper tritt die Differenzierung in Periblem und Plerom erst später, innerhalb der interkalaren Wachstumszone hervor.“ Es sind demnach hier nur zwei gesonderte Initialgruppen vorhanden, eine für die Wurzelhaube, die andere für Dermatogen, peripheres und centrales Scheitelmeristem zugleich. S. Lyallii (ebenda, S. 28) besitzt drei Initialgruppen, eine für die Wurzelhaube, eine für das Epiblem, und eine für das übrige Scheitelmeristem. Über die Ableitung der Endodermis von einer Initialgruppe konnte ich keine Literaturangaben auffinden; auch meine eigenen Untersuchungen ergaben keine sicheren Resultate. Die Verzweigung der Wurzeln geschieht nach Treub (1877) und van Tieghem und Douliot (1888, S. 398) monopodial durch frühzeitige Anlage der Wurzelzweige in einem jüngeren Segmente. Nach Naegeli und Leitgeb (1868, S. 128) und Bruchmann (1897, S. 28, bei S. spinulosa) und nach Gibson (1902, S. 457) hat man es mit echter Dichotomie zu tun.

Meine eigenen Untersuchungen wurden ausgeführt an lebendem und Spiritus-Material von Selaginella Apus, amoena, bellula, cuspidata, Dalriana, denticulata, Douglasii, Erythropus, flagellifera, grandis, Griffithii, helvetica, inaequalifolia, lepidophylla, Martensii, pubescens, serpens, uncinata, viticulosa, Wetsoniana (20 Spezies).

Das Epiblem ist immer einschichtig und setzt sich zusammen aus Zellen mit einheitlicher Membran, die auch an der Außenwand immer dünn ist; die Dicke dieser beträgt 0,2 (S. Apus) bis 1 μ (S. Erythropus, uncinata). Durch Quellung mit 10 % Schwefelsäure und Ammoniak trat keine feinere Struktur der Zellwände hervor. Eine Kutikula fehlt, ebenso Schleim oder ähnliche Ausscheidungen auf der Oberfläche. Die Zellmembranen bestehen aus einer Kohlehydratlamelle, oder sind schwach verholzt (S. Griffithii, inaequalifolia, uncinata) wie Wojinovic (1890, S. 23) es für S. lepidophylla angab. In letzterem Falle färben sich die Zellwände mit Chlorzinkjod gelb, rötlich mit Phloroglucin, schwach rot mit Sudan. Das Epiblem von S. spinulosa (Bruchmann 1897, S. 12) soll dünnwandig und „ringsum verkorkt“ sein; letzteres ist entschieden nicht der Fall, dagegen ist das Epiblem stark verholzt. Schon in 2—3 cm Spitzenabstand fand ich bei letzterer Spezies häufig eigenartige, der Außenwand anliegende, oft recht dicke hufeisenförmige Verdickungen in einzelnen Zellen, ohne daß ich über ihre Verteilung, Entstehen und Entwicklung etwas ermitteln konnte (S. Fig. 23). Sie bestehen aus Kohlehydratlamellen, färben sich unter Quellen mit Chlorzinkjod blau, kaum mit Methylenblau. Eine Wandstruktur, welche an die von Hemerocallis fulva (Kroemer 1903, S. 21) erinnert, sah ich bei S. cuspidata. Die Innenwandung und die Seitenwände bis zur halben Höhe waren körnig strukturiert; die gelblichen, glänzenden Körnchen waren von derselben Natur wie die Zellwand (vergl. auch die Hypodermis von S. Wetsoniana etc. S. 26). Die Gestalt der Epiblemzellen zeigt nichts Bemerkenswertes; die Breite der Zelle beträgt 10—20 μ (S. uncinata, Erythropus), die Tiefe 10—15 μ (bei denselben), bei der kleinen S. Apus beträgt die Breite 5—8 μ, die Tiefe 2—5 μ (Fig. 24, 25, 32, 27). Die Länge übertrifft die Breite meist vielmal; wenig gestreckt, in der Aufsicht viereckig tafelförmig sind die Zellen bei den Arten mit verholzter Hypodermis (S. Griffithii, cuspidata, amoena, pubescens).

Wurzelhaare fehlen nur bei S. spinulosa und Lyallii (Bruchmann 1897, S. 12). Die Wurzelhaare stellen hier, wie in allen anderen Fällen, Ausstülpungen der Epiblemzellen dar, besitzen denselben Bau wie diese, sind also bei S. Griffithii etc. ebenfalls schwach verholzt und geben dieselben Reaktionen. Manche Arten bilden sehr reichlich Haare aus (S. cuspidata, Griffithii, pubescens und lepidophylla, vergl. Wojinovic 1890, S. 22). Diese Arten zeichnen sich dadurch aus, daß das Haar beim Austreten aus seiner Ursprungsstelle sich allmählich verjüngt und der Zelle die Gestalt einer dickbauchigen Flasche gibt (siehe Fig. 22 sowie Naegeli und Leitgeb 1868 S. 131 nebst Figur). Bei S. lepidophylla sah ich an den mit Chlorzinkjod gelblich gefärbten Wurzelhaaren mehrere kürzere oder längere Quer-

zonen, unregelmäßig verteilt, auftreten, die sich schwach blau gefärbt hatten und von einem innen auf die Wände aufgelagerten ringförmigen sehr dünnen Maschen- und Netzwerke gebildet zu sein schienen.

Hypodermatische Schichten finden sich in der Wurzel von Selaginella in auffallender Mannigfaltigkeit ausgebildet, ganz im Gegensatz zu den anderen Gefäßkryptogamen; man findet sogar normale Interkuten. Es ist dies um so bemerkenswerter, als die mit den Selaginellaceen als näher verwandt angesehenen Lycopodiaceen, die auch in ihrer Lebensweise und im Habitus große Ähnlichkeiten mit jenen haben, ganz primitive derartige Schichten besitzen, während andererseits die höher entwickelten Filicinen derartig komplizierte Rindenschichten gar nicht ausgebildet haben. In dieser Beziehung hat sich also dieser Zweig der alten Reihe der Lycopodiales ebenso hoch entwickelt, wie die Monocotyledonen.

Eine eingehende Würdigung hat die Hypodermis von Selaginella in der Literatur noch nicht gefunden; eine Zeichnung der Hypodermis findet sich bei Naegeli und Leitgeb (1868, Taf. XVIII, Fig. 12) für S. cuspidata, eine kurze Erwähnung derselben auf S. 131; sie „gehört ihrer Entstehung nach der Rinde an, indem sie auf Längsschnitten selbständig neben der Epidermis bis an die Scheitelzelle verfolgt werden kann." Gibson (1902, S. 458) erwähnt bei S. involvens eine Schicht großer elliptischer, sehr regelmäßig gestellter Zellen unter dem Epiblem oder er läßt die Wurzel von zwei oder mehr Lagen dünnwandiger Zellen bedeckt sein; die äußerste Lage von diesen trage Wurzelhaare (S. spinulosa, rupestris, oregana), sonst geht er auf Einzelheiten nicht ein.

A. Parenchymhypodermis.

Im einfachsten Falle ist die Hypodermis als Parenchymhypodermis ausgebildet. Bei S. bellula liegt unter der Wurzelhaut eine lückenlose Schicht Parenchymzellen, deren dünne Wände sich von den nächsten, etwas sklerenchymatisch verdickten Rindenzellen abheben. Verholzung und Verkorkung ist nicht vorhanden, wie Proben mit Phloroglucin, Methylenblau und Sudan zeigten. Sehr schwach verholzt ist die Hypodermis von S. viticulosa, die einschichtig ist, und von S. Erythropus (Fig. 25), flagellifera und grandis, die zwei lückenlose Schichten besitzen, deren innere kleinlumiger ist. Ebenso verhält sich S. inaequalifolia; bei dieser Spezies ist die innerste Wandpartie mitunter kutisiert (vergl. Kroemer 1903, S. 7 u. 9). Genauer untersuchte ich diese Kutisierung bestimmter Membranpartieen bei S. helvetica (Fig. 32). Die Hypodermzellen dieser Spezies sind langgestreckte, dünnwandige Formen mit schrägen Querwänden, die ohne Intercellularen an einanderschließen. In einem Spitzenabstand von 1—2 cm zeigen sich die Außenwände und die anstoßenden Radialwände bis zur Mitte kutisiert und röten sich mit Sudan (Fig. 32); mit zunehmendem Alter der geprüften Stelle wird die Reaktion deutlicher. Chlorzinkjod gibt eine schöne Bräunung; Chromsäure löst die Zellen; nach Aufkochen in Kalilauge ist die Kutisierung verschwunden (Sudan). Verholzt sind die betreffenden Wandpartien nicht, da sie mit Phloroglucin nicht reagierten; nur Methylenblau gab eine stärkere Färbung, die vielleicht auf Rechnung der kutisierenden Stoffe zu setzen ist. Eine Suberinlamelle ist nicht zu sehen; die Kutisierung geht durch die ganze Breite der Membran, und eine Behandlung mit 10 % Schwefelsäure und Ammoniak ließ keine weitere Differenzierung hervortreten. In kochendem Glycerin schmolzen keine Korkstoffe aus. Nicht kutisierte Zellen wurden beobachtet, aber keine Kurzzellen. Genau ebenso verhält sich die Hypodermis von S. spinulosa (Fig. 23) von 1 cm Spitzenabstand an; aber hier sind die kutisierten Stellen außerdem zugleich verholzt, so daß die ganze Breite der Membran, mit dem Alter immer stärker, durch Phloroglucin rot, durch Sudan ziegelrot gefärbt wurde. Tisons ammoniakalisches Pyoktanin (1899, S. 454) gibt eine deutliche graublaue Färbung; in Chromsäure lösen sich alle Membranen gleichmäßig schnell ohne Rückstand auf. Von 2—3 cm Spitzenabstand an findet man aus Kohlehydratlamellen bestehende, nur den kutisierten Wandstellen anliegende Verdickungen, die später sehr mächtig werden können und schließlich aus 6—8 Lamellen bestehen (Fig. 23). Bruchmann (1897, S. 12) beschreibt diese Hypodermis folgendermaßen: Es weist „die zweite äußere Schicht der Wurzel, namentlich an der nach außen gekehrten Seite, in ihren Zellen starke Verdickungen aus Cellulose auf und bildet so eine zweite Epidermis. . . . . die Radialwände der (an die Epidermis) angrenzenden Rindenschicht haben Verkorkung aufzuweisen."

parenchymzellen einiger Spezies kommt Fett vor (S. Dalriana, cuspidata, pubescens). Instruktiv sind die Übergangsstellen von Wurzelträger zur Wurzel; so bemerkte ich, daß in einem Querschnitt von S. uncinata die für den Wurzelträger charakteristischen verkorkten Intercellularen schon vorhanden sind, während zur selben Zeit unter der verdickten, mit Kutikula versehenen Epidermis vereinzelte Wurzel-Interkutiszellen liegen.

Die Endodermis.

Naegeli und Leitgebs (1868) Zeichnungen lassen eine Endodermis noch nicht erkennen; Russow (1873, S. 135) bezeichnete sie als eine „dünnwandige Lage verholzter (oder verkorkter?) Zellen"; Bruchmann (1897, S. 11) gibt für S. spinulosa an: „Ein durch Safranin gefärbtes Präparat läßt sehr deutlich die Endodermis erkennen, deren Zellen hier aber nicht wie bei den Wurzeln höherer Pflanzen in regelmäßig kreisförmigem Zuge aneinander schließen. Ihre Membranen sind meist ringsum verkorkt." Gibson (1902) erwähnt die Endodermis immer nur beiläufig; so z. B. bei S. atroviridis: „In der jungen Wurzel zeigt die Endodermis die gewöhnlichen radialen Streifen, später aber wird die Kutikularisation vollständig"; bei S. caulescens: „die Endodermis wird stark verdickt nach dem Pericykel zu". Wie meine Beobachtungen zeigten, hat man es hier, ebenso wie bei der Interkutis, mit eigenartigen und komplizierten Verhältnissen zu tun.

Primärzellen.

Meist bleibt die Endodermis der Selaginella-Wurzel eine Primärendodermis. Ihre Zellen unterscheiden sich an Gestalt kaum von den umliegenden Parenchymzellen, sind auch meist nicht regelmäßig radial angeordnet. Ihre Breite schwankt zwischen 4—7 μ bei S. Apus und 15—20 μ bei S. grandis, die radiale Tiefe zwischen 2—4 μ bei S. Apus und 5—10 μ bei S. Erythropus. Ihre Zellwände sind äußerst dünn, 0,2—0,3 μ, und erhalten keinen weiteren Dickenzuwachs. Der Casparysche Streifen hat dieselbe Dicke wie die betreffende Wand und ist fast ebenso breit; seine Breite beträgt bei S. Griffithii zwischen 1 und 2 μ, sonst meist zwischen 2 und 3 μ. Öfters konnte beobachtet werden, daß der Streifen nicht so regelmäßig in den Radialwänden lag wie bei den Monocotyledonen, sondern er gabelte sich oft an den Zwickeln, lag auf Tangentialwänden, sogar auf 3—4 sich berührenden tangentialen und radialen Wänden. Ein gleiches Verhalten bemerkte Rumpf 1904, S. 19 bei der Endodermis der Wurzel von Ophioglossum. Immer war jedoch hier, wie auch Rumpf schon bemerkte, die Lage des Streifens derart, daß keine Wand frei blieb, durch die eine Diffusion von gelösten Stoffen durch sie vom Leitbündel nach der Rinde hätte stattfinden können. Der Casparysche Streifen wurde mit allen Reagentien behandelt, die zu seiner Charakterisierung dienen, mit Phloroglucin, Sudan, Chlorzinkjod, Methylenblau, Ruthenrot, Schwefelsäure, Chromsäure, Kalilauge, Eau de Javelle; sein Verhalten deckte sich mit dem der Angiospermen-Streifen. Die Tangentialaußenwand ist meist gelblich glänzend und verholzt, wohl auch um ein Geringes dicker als die anderen Wände, z. B. bei S. Martensii, Griffithii (Fig. 21), lepidophylla, helvetica, Apus (Fig. 24). Letztere Art läßt den Streifen und seine Wellung schwierig erkennen, da er sich von den Außenwänden der Zelle, die ganz ähnlich reagierten, nicht deutlich abhob; am besten gelang es bei der Färbung mit Methylenblau.

Eine eigentümliche Erscheinung in der Anatomie der Rinde ist die mitunter eintretende, der Metakutisierung entsprechende Veränderung gewisser Parenchymzellen durch Auflagerung von Sekundärlamellen, die ich mit dem Sekundär- und Tertiärzustand der Endodermzellen zusammen besprechen will.

Der Sekundär- und Tertiärzustand.

Selaginella uncinata ist eine wenige cm hohe, niederliegende Art mit kurzen, dünnen Achsen und kurzen Wurzelträgern. In einem Spitzenabstande von 1 cm findet man die Endodermis der Wurzel im primären Zustande vor; der Casparysche Streifen reicht über die ganze Radialwand der Zelle und läßt sich bei Chlorzinkjod-Färbung als gelbes Band auf blauem Grunde erkennen. Tüpfel waren nicht darauf zu bemerken, auch nicht, wenn ich zum Chlorzinkjod Schwefelsäure hinzufließen ließ, die einmal die Wellung verstärkte und dann die blaue Jodfärbung bedeutend intensiver machte, allerdings nur für einige Augenblicke; diese Eigenschaft der Schwefelsäure benutzte ich öfters, um Tüpfelung gut sichtbar zu

machen. In 2 cm Spitzenabstand hat sich die Tangentialaußenwand der Primärmembran derart verändert, daß sie dunkler erscheint und mit Phloroglucin sich etwas rötet (vergl. Fig. 21). In 2,5 cm Entfernung vom Vegetationspunkte werden einzelne Zellen zu Sekundärzellen. Eine aus Kohlehydratlamellen bestehende dünne Tertiärlamelle, die später eine beträchtliche Dicke erreichen kann, wird sofort aufgelagert, so daß man Sekundärzellen nur selten findet (Fig. 26). Diese Zellen stehen einzeln oder zusammen in Gruppen, über deren Verteilung im Umkreis des Leitbündels keine Regel beobachtet werden konnte. In 3,5 cm Spitzenabstand beginnen die Interkutiszellen mit der Ausbildung ihrer kutisierten Lamellen. Zugleich erhalten einzelne, der Endodermis direkt anliegende Parenchymzellen in Aussehen und chemischen Verhalten ähnliche Eigenschaften wie die Tertiärendodermzellen, und sind auf den ersten Blick von letzteren nicht zu unterscheiden (Metakutisierte Zellen, vergl. Müller 1906; Fig. 34). Besonders reichlich war ihr sonst keiner bemerkbaren Gesetzmäßigkeit unterliegendes Auftreten in den Verzweigungsregionen. Die Sekundärlamellen werden simultan angelegt, soviel ich bemerken konnte; die primären Wände bleiben immer deutlich zwischen ihnen sichtbar.

Die Reaktionen, die ich anstellte, bewiesen, daß die Sekundärlamellen beider Zellarten hier aus einer Kohlehydratgrundlage bestehen, die zugleich verholzt und verkorkt ist; die Lamelle ist also als kutisiert zu bezeichnen. Die Lamelle färbt sich mit Sudan leuchtend rot, mit Phloroglucin wird die ganze Membran, ausschließlich der Tertiärschichten, rot. In kochendem Glycerin fand ein Ausschmelzen von Korkstoffen nicht statt; durch kochende Kalilauge ließen sich Seifenkügelchen nicht mit Sicherheit erzielen. Einer 3tägigen Eau de Javelle-Behandlung widerstand die Lamelle, nach sieben Tagen waren die Korksubstanzen in Tröpfchen zusammengeflossen; ein ebenso behandelter Schnitt von Iris pumila zeigte deren Endodermsuberinlamellen noch intakt, höchstens unbedeutend gekräuselt. Kochen mit alkoholischer Kalilauge auf dem Objektträger, Auswaschen mit Salzsäure-haltigem Wasser hatte den Erfolg, daß eine nachfolgende Chlorzinkjodfärbung tertiäre und primäre Lamellen blau, sekundäre gelb färbte (Fig. 30). Ließ ich dann noch Eau de Javelle 18 Stunden auf solche Schnitte wirken, so färbten sich alle Lamellen blau mit Chlorzinkjod (auch die Tracheïden, ein Zeichen, daß nun auch die verholzenden Substanzen zerstört waren), so daß die Anwesenheit einer reinen Kohlehydratgrundlage dadurch bewiesen scheint. In Chromsäure lösten sich erst die Interkutiszellen, nachdem ihre Tertiärmembranen sich vorher abgehoben hatten; dann lösten sich die Sekundärlamellen der Endodermzellen, zuerst die Tangentialinnenwände, nachdem sie vorher körnig geworden waren, und zwar innerhalb 20—30 Minuten. Am längsten blieben erhalten die Außenwand und der Casparysche Streifen, auf dem zahlreiche, eben erkennbare helle Punkte sichtbar wurden,vielleicht Tüpfel.

Zur besseren Veranschaulichung der Verteilung der einzelnen Elemente von Interkutis, Rinde und Endodermis wurde eine etwa 10 cm lange, mit 6 Gabelverzweigungen versehene Wurzel in je 1 cm lange Stücke zerlegt, und von diesen Stellen einige zwanzig Querschnitte hergestellt. Obwohl die einzelnen Schnitte derselben Region untereinander ganz verschiedene Bilder gaben, so wird doch die auf nächster Seite folgende Tabelle eine ungefähre Vorstellung von der Verteilung der Sekundär- und Tertiärendodermzellen, der metakutisierten Zellen und der fertigen Interkutiszellen geben.

Aufeinanderfolgende Querschnitte durch ein sich gabelndes Wurzelstück zeigten zunächst das Leitbündel noch rund, dann wurde es durch die beginnende Verzweigung elliptisch, in der Mitte der Ellipse entstand eine Einschnürung, so daß das Leitbündel die Gestalt einer 8 erhielt, schließlich trennten sich die beiden neuen Leitbündel, indem zwischen ihnen eine, zwei u. s. f. Parenchymschichten erschienen. In diesem Winkel, den die auseinanderweichenden Leitbündel machten, lagen die metakutisierten Parenchymzellen in größeren Gruppen; sie besaßen natürlich dann nicht immer polygonale Gestalt, sondern waren vielfach langgestreckt in dem betreffenden Querschnitt. Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, treten die „verkorkten" Elemente in den letzten Verzweigungsregionen immer reichlich auf. So war während der zeitlich letzten Verzweigungen die Anzahl der Tertiärendodermzellen in der Verzweigungsregion bedeutend, während sie sofort wieder sank, wenn die beiden Leitbündel um 2 oder 3 Parenchymzelllagen auseinandergerückt waren; erst bei 7 cm Spitzenabstand blieb der Ring der Tertiärzellen dauernd geschlossen. Die Interkutis war erst von 9 cm Spitzenabstand an definitiv geschlossen, vorher zeigte sie ein merkwürdiges Schwanken in der Anzahl der „verkorkten" Zellen, die in der Verzweigungsregion immer wieder zurückging.

Reaktionen. Zuletzt geht in einem Spitzenabstande von 2—3 cm die Endodermis in den der Angiospermen entsprechenden Tertiärzustand dadurch über, daß aus Kohlehydratlamellen bestehende Verdickungen auf die kutisierten Primärwände allseitig aufgelagert werden und zwar so reichlich, daß das Lumen der tangential gestreckten Zellen endlich nur noch kreisrund erscheint (Fig. 33). Manche Zellen (Durchlaßzellen?) verändern ihre Primärwände gar nicht. Die Verdickungen quellen in Chlorzinkjod stark unter Blaufärbung. Die sekundär veränderten Lamellen geben mit Phloroglucin eine ziegelrote, mit Sudan eine rote, mit Tisons Pyoktanin eine graublaue, und mit Chlorzinkjod eine gelbe Färbung; in Chromsäure lösen sie sich. Da die Breite der Lamelle nach meinen Beobachtungen sich mit dem Alter nicht vergrößerte, die sekundär veränderten Primärlamellen dieselben Erscheinungen darboten wie die kutisierten Lamellen anderer Spezies, so besteht demnach die fertige Zelle nur aus der kutisierten Primärwand und den Verdickungen. Hierzu vergleiche das oben angeführte Citat Bruchmanns.

Ohne sekundäre Veränderungen der Primärendodermzellen bleiben die Wurzeln von S. amoena, cuspidata, flagellifera, Wetsoniana u. a.

Von Inhaltsbestandteilen der Endodermis waren nur bedeutende Mengen von fettartigen Stoffen auffallend, die in Gestalt von Tröpfchen und Klumpen in der Endodermis von S. Griffithii, Douglasii, cuspidata, pubescens, Dalriana lagen, sowie in dem ganzen Siebteil des Leitbündels, der von der Endodermis durch etwa zwei Zelllagen getrennt war. Das Fett widerstand der Javelleschen Lauge und färbte sich mit Sudan rot. Die Prüfung auf Plasmaverbindungen hatte keinen sicheren Erfolg, da die Selaginellen dazu ungeeignet waren.

Das Blatt untersuchte ich auch auf das Vorhandensein einer Endodermis bei einigen wenigen Spezies; es ließ sich keine Endodermis auffinden. Bei S. Douglasii zeigte das zentral gelegene Blattleitbündel sich gegen die Intercellularen des Mesophylls durch eine deutliche Kutikula (Sudan) abgeschlossen, ähnlich wie das Achsenleitbündel gegen das Trabekulargewebe abgeschlossen ist. Die L i g u l a entsteht durch Teilungen embryonaler Epidermiszellen (vergl. Gibson 1896, S. 81). Sie ist in das Blattgewebe mehr oder weniger tief eingesenkt und gegen dieses durch eine deutliche „Zellscheide" (Gibson) abgeschlossen. Es ist interessant, daß diese „Zellscheide", die aus den innersten Teilprodukten der Mutterzellen der Ligula hervorgegangen ist, sich rechts und links an die Epidermiszellen der benachbarten Partien anschließt. Ihre Zellen sind kubisch oder gestreckt, im Alter nach Gibson „stark kutikularisiert" und verdickt. Die zwischen dieser „Zellscheide" und dem Leitbündel liegenden Zellen neigen sich nach ersterer hin; sie erhalten in manchen Fällen verdickte Wände oder werden zu kurzen, oft verzweigten Tracheïden.

Ich selbst beobachtete, daß bei einigen Arten mit tief eingesenkter Ligula (S. helvetica, Erythropus, Wetsoniana) die Radialwände der die Ligula abschließenden Zellscheide eine Differenzierung aufwiesen, deren Aussehen, Wellung und Reaktionen mit Chloralhydrat, Chlorzinkjod, Methylenblau und Chromsäure dieselben waren wie die des Casparyschen Streifens. Bei S. grandis, Douglasii, uncinata, pubescens, Martensii fehlen diese Erscheinungen. Kutikularisation der Zellen der Scheide fand ich nicht. Gegenüber der Zellscheide erschien das Leitbündel des Blattes gleichsam etwas aufgefasert, seine Tracheïden neigen sich gegen die Zellscheide hin, berühren sie aber nicht direkt.

Die Ligula ist von einer Kutikula umzogen (Sudan); sie fehlt aber an den papillenartig hervorragenden Randzellen ihrer Spitze.

Da Gibson (1896, S. 87) angibt, die Randpapillen der jungen Ligula seien mit Schleim erfüllt und träten durch Färbung mit Bismarckbraun hervor, behandelte ich die Randzellen der fertigen Ligula (S. helvetica, Wetsoniana) mit Methylenblau-Glycerin, ebenso den herauspräparierten Vegetationspunkt und seine Blätter von S. Wetsoniana; in keinem Falle erzielte ich eine Schleimfärbung. Auffällig war übrigens die Schnelligkeit, mit der auftropfendes Wasser bei Sprossen von S. Wetsoniana in die Zwischenräume der eng dachziegelig sich deckenden Blätter aufgesogen und bis in die Spitzen fortgeleitet wird.

Mc. Nab (Brit. Assoc. Rep. 1887) hält die Ligula wegen ihrer Beziehung zum Blattleitbündel für ein Absorptionsorgan; Gibson (1896, S. 87) schreibt ihr die Fähigkeit zu, die jungen Blätter und den Vegetationspunkt feucht zu halten.

Wie Herr Prof. Arthur Meyer in der Einleitung angedeutet hat, hält er es nicht für unwahrscheinlich, daß die Ligula wesentlich als Aufnahmeorgan für in Wasser gelöste Nährstoffe dient. Das Fehlen der Kutikula an der Spitze, das Vorkommen einer Endodermis an der Basis und die Hinneigung der Wasserbahnen nach letzterer sprächen sehr dafür.

IV. Die Lycopodiaceen.

Eine für uns besonders wichtige Familie ist die der Lycopodiaceen, da sie unter den noch lebenden Pteridophyten in der Tat die einzige Gruppe ist, der sowohl Interkutis als auch Endodermzellen vollständig fehlen. Die Achse besitzt eine normale Kutikula, und es kommt in der Wurzel eine sekundäre Kutikula vor, jede andere Art verkorkter Zellen fehlt aber. Es mußte vorzüglich die Frage genau untersucht werden, ob Endodermzellen bei den Lycopodiaceen, speziell in der Wurzel, vorkommen oder fehlen, oder ob vielleicht eine die Endodermis physiologisch ersetzende Zellschicht vorhanden sei. Van Tieghem hatte 1888 (S. 553), Strasburger 1891 (S. 460), Jeffrey noch 1903 (S. 134) das Vorkommen von Endodermzellen bei Lycopodium behauptet, nur Bruchmann hatte es (1874, S. 545, 1898, S. 77) verneint. Doch findet sich bei Pritzel (Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien I, 4. Abt. 1902, S. 580) die (anscheinend von Strasburger übernommene) Angabe, daß bei einigen Arten (L. inundatum), das „kutinisierte Band (Casparysche Punkte)" nachgewiesen worden sei. Er fährt fort: „Es hindert also nichts, diese Zellschicht physiologisch als eine, wenn auch nicht immer sehr distinkte und typische Endodermis aufzufassen". Meine Untersuchung ergab mit Sicherheit, daß Endodermzellen den Lycopodiaceen völlig fehlen. Es hat sich auch kein Anhaltspunkt für das Vorhandensein einer Zellschicht erbringen lassen, die die Endodermis der Wurzel physiologisch zu ersetzen im stande wäre. Danach gibt es also auch keine scharfe Grenze zwischen „Rinde" und centralem Gewebe. Bei der Selago-Gruppe könnte man die Linie der verholzten inneren Tangentialwände der „Scheide" nur willkürlich als Rindengrenze festlegen; bei der clavatum-Gruppe fällt auch ein derartiger Anschein einer scharfen Rindengrenze weg.

Herr Prof. Arthur Meyer faßt, wie gesagt, die Loslösung der äußeren Wurzelrinde als einen gewissen biologischen Ersatz für die fehlende Endodermis auf, weil durch die Abtrennung der äußeren Rindenschicht ein Entweichen der Nährstoffe aus der jungen Wurzelregion unmöglich gemacht werde. In der Tat löst sich in dem Spitzenabstande, in dem sonst die Endodermzellen entstehen, durch Bildung eines cylindrischen Intercellularraumes ein peripherer, längere Zeit lebend bleibender Gewebecylinder los, der die ganze Spitzenregion der Wurzel schützend umhüllt, aber nur an der äußeren Spitze der Wurzel in direktem Zusammenhange mit dem Gewebe des Leitbündels steht. Interessanter Weise bildet sich dann in einigen Fällen auf der Oberfläche des centralen, das Leitbündel enthaltenden Wurzelteiles eine sekundäre Kutikula. Das Epiblem der Wurzel besitzt, wie auch sonst überall, keine Kutikula, mitunter aber kräftige Schleimüberzüge.

Die Wurzel.

Die Wurzeln in der Gattung Lycopodium entspringen aus der Unterseite der kriechenden Achse, ohne daß eine Regel über den Ort ihres Auftretens und ihre gegenseitigen Abstände erkennbar ist. L. clavatum, annotinum und Chamaecyparissus erzeugen verhältnismäßig wenige Nebenwurzeln, L. inundatum trotz der Kleinheit der Achse sehr viele. Oft enthalten die Wurzeln Chlorophyll, sogar in der Wurzelhaube; sie können recht lang werden, ehe sie die Erde erreichen und sich lebhaft verzweigen, bleiben aber immer dünn (vergl. Naegeli und Leitgeb 1868, S. 117, Bruchmann 1874, S. 527).

Die Entstehung der Wurzel aus der Achse wurde hauptsächlich untersucht von Bruchmann und van Tieghem und Douliot. Bruchmann (1874, S. 535) sah, daß das von den peripheren Initialen des Achsenscheitels herstammende Gewebe mit Ausnahme weniger peripherer Schichten sich durch wenig gesetzmäßige Teilungen zu einer Wurzelanlage umbildet. Van Tieghem und Douliot bezweifeln die Richtigkeit der sorgfältigen Untersuchungen Bruchmanns — anscheinend unter dem Einflusse ihrer Theorie von der

ist es nur links gut zu verfolgen, da anscheinend eine Gabelung angebahnt wird und der Schnitt nicht ganz in ihrer Ebene liegt. Jedenfalls kann man hier, und darauf kommt es mir an, in der Gestalt der Zellen und dem Verlauf ihrer Wände kein Charakteristikum für die künftige „Scheide" finden, etwa vergleichbar dem bei Marsilia (Fig. 64). Im Querschnitt jedoch, Fig. 71, welcher der letzte ist, der vor der durchschnittenen Spitze in Fig. 70 lag, kann man die zukünftigen „Scheiden"zellen ohne weiteres als Teilprodukte von Zellen erkennen, die nicht aus dem centralen Meristem abstammen (die betreffenden Zellen sind angekreuzt). Derartige Querschnittsbilder sind bei L. clavatum und den daran sich anschließenden Spezies nicht zu erhalten. — Bruchmann bemerkt übrigens auch (1874, S. 551), daß bei L. clavatum die Grenze zwischen centralen und peripheren Scheitelmeristem für gewöhnlich nicht leicht zu verfolgen sei, während Treub (1875, S. 81) bei L. Hippuris, das zur Selago-Gruppe gehört und eine scharfe Rindengrenze besitzt, gerade auf die scharfe Grenze zwischen diesen Partien aufmerksam macht.

Die V e r z w e i g u n g der Wurzel geschieht durch Dichotomie (Strasburger 1872, S. 356 und Bruchmann 1874, S. 546), die im centralen Meristem eingeleitet wird; die peripheren Zellreihen folgen mehr passiv der Gabelung. Die Dichotomie kann oft eine „modifizierte", „falsch monopodiale" sein, wenn einer der Gabelzweige gleich anfangs im Wachstum hinter dem anderen, sehr stark wachsenden zurückbleibt (Bruchmann 1898, S. 74). Van Tieghem und Douliot bezweifeln hier die Dichotomie, anscheinend etwas beeinflußt durch ihre Theorie von der pericyclogenen und endodermogenen Entstehung der Wurzelzweige (1888, S. 400 und 405). Ich selbst fand, daß die Verzweigung immer in der von Strasburger und Bruchmann angegebenen Weise verläuft.

Einige Arten von Lycopodium besitzen „innere Wurzeln", die Strasburger (1873, S. 109) beschreibt. Diese sonst normalen Wurzeln treten nicht direkt nach außen, das Rindengewebe der Achse durchbrechend, sondern laufen eine Strecke in der Stammrinde abwärts, fast parallel mit dem Leitbündel. Sie treten erst tief, 5 und mehr cm, unterhalb ihrer Ursprungsstelle nach außen, oder enden in der Rinde, oft nachdem sie sich zuvor in zwei gleichwertige Gabelzweige geteilt haben. Strasburger erwähnt sie bei 15 Arten; ich fand sie außer bei L. Selago bei L. obtusifolium.

Wie schon angedeutet, lassen sich die Arten der Gattung Lycopodium in zwei Gruppen verteilen in Ansehung der Anatomie der „Scheide". Die eine, die „clavatum-Gruppe", wie ich sie zur Abkürzung nennen will, umfaßt unter den von mir untersuchten Arten Lycopodium clavatum, annotinum, Chamaecyparissus, alpinum, inundatum (lebendes Material), carolinianum, pinifolium, paniculatum (Herbarmaterial), die andere, die „Selago-Gruppe", umfaßt Lycopodium Selago, Hippuris (lebendes Material), lucidulum, funiforme, Saururus, pachyphyllum Phlegmaria, obtusifolium. Die Spezies der clavatum-Gruppe gehören zu der einen der beiden Unterabteilungen der Gattung, den Rhopalostachya (mit besonderen Sporophyllständen), die der Selago-Gruppe zu den Urostachya (meist ohne besondere Sporophyllstände, vergl. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien I, 4, 1902, S. 592 und 601). Nur L. inundatum, eine der primitiveren Formen, zeigt Anklänge an den Bau der Spezies der Selago-Gruppe (vergl. ebenda, S. 591). Anatomisch ist die erste Gruppe ausgezeichnet durch einen der mehrschichtigen „Scheide" angrenzenden Sklerenchymring, die zweite durch einen unter dem Epiblem liegenden Sklerenchymring und eine einschichtige „Scheide".

D a s E p i b l e m.

Das Epiblem (Fig. 35, 36, 38) besteht aus normalen Zellen, deren Gestalt im Querschnitt 4—5eckig ist und deren Größe sich kaum von der der angrenzenden Rindenzellen unterscheidet; L. Hippuris besitzt recht große Epiblemzellen. Der Durchmesser der etwa isodiametrischen Zellen beträgt 15—30 μ (L. clavatum), 30—50 μ (L. annotinum), die Länge 100—400 μ. Die Zellwände sind meist sehr dünn, 1—1,5 μ dick, nur an der vorgewölbten Außenwand dicker, 2—3 μ (L. clavatum, L. Selago), 3—4 μ (L. lucidulum). Auf den Seiten- und Innenwänden der Epiblemzellen sind bei L. Phlegmaria einfache Tüpfel vorhanden (Linsbauer 1898, S. 1001); in denselben Wänden fand ich Plasmaverbindungen bei den einheimischen Arten. Die Zellwände erwiesen sich als einheitlich, aus einer Kohlehydratlamelle bestehend und nicht gebräunt; nur durch Quellung mit 10 % Schwefelsäure und Ammoniak trat bei L. clavatum

eine innere dünne und eine äußere dicke Lamelle hervor. Eine Kutikula ist nicht vorhanden. Die Angabe Russows (1873, S. 130): „Die Epidermis der Hauptwurzel (bei L. clavatum) ist sehr ausgezeichnet durch die äußerst stark verdickten, vollständig kutikularisierten Außenwände der Zellen" beruht auf einem Irrtume. Eine geringe Verholzung, die sich auf die Wurzelhaare fortsetzte, war an den Epiblemaußenwänden von L. annotinum zu bemerken. Eigentümliche innere Vorsprungsbildungen beschreibt Linsbauer (1898, S. 1001) bei L. Phlegmaria. „Sie stellen halbkugelige bis zäpfenförmige Warzen dar, welche in längeren oder kürzeren Reihen angeordnet, sich auf sämtlichen Wänden mit Ausnahme der radial gestellten vorfinden."

Die Wurzeloberfläche ist bei einigen Arten, vor allem bei L. clavatum, von Schleim bedeckt (Fig. 36), der die Wurzel glatt und schlüpfrig macht und oft die Dicke des halben Wurzeldurchmessers erreicht. Raziborski (1898, S. 347) gibt sogar bei L. volubile auf Java eine die Wurzelspitze bedeckende Schleimschicht von 1 cm Stärke an. Der Schleim gibt mit Chlorzinkjod keine Färbung, leuchtet im polarisierten Lichte nicht auf und färbt sich tief blau mit Methylenblau-Glycerin. Er entsteht nach Naegeli und Leitgeb (1868, S. 119) dadurch, daß die von einander sich trennenden Zellwände der Wurzelhaube in Wasser sehr stark aufquellen und zu einem homogenen Schleime zusammenfließen, der in seinem Inneren nur mehr die Lumina der früheren Zellen, nicht aber die Begrenzungslinien der letzteren erkennen läßt. Ich färbte eine ganze Wurzelspitze in Methylenblau-Glycerin und beobachtete, daß die äußeren Zellen der Wurzelhaube sich abrundeten, anscheinend dünnwandiger wurden und in dem Schleim eingebettet liegen blieben, so daß ich sie noch 6 cm und weiter hinter der Wurzelspitze auf der Wurzeloberfläche fand. Es ist leicht verständlich, daß L. clavatum reichlich Schleim ausbildet, da diese Spezies vorzüglich in trockenem, sonnigem Boden wächst, und da ihre Wurzeln oft recht lang werden müssen, ehe sie von der über Gras und Zweige kriechenden Achse bis hinunter auf den Erdboden hingewachsen sind.

Die Wurzelhaare von Lycopodium entstehen nur aus bestimmten Mutterzellen. Diese gleichen bei einigen Arten den Epiblemzellen, bleiben aber kurz, während die anderen Epiblemzellen gedehnt werden, und zwar wechselt regelmäßig eine kurze haartragende mit einer längeren haarlosen ab. (L. inundatum, Bruchmann 1874, S. 543, vergl. auch Leavitt 1906.)

Andere Arten von Lycopodium trennen durch schiefe Querwände die haartragenden Zellen von den Epiblemzellen ab. „Die Epidermis . . . . besteht anfangs aus flachen, radial verlängerten Zellen (Fig. 12, o). Noch bevor sie unter der Wurzelhaube hervortritt, sehen wir in vielen ihrer Zellen schiefverlaufende Teilungswände auftreten, die von deren grundsichtigen Hälften ein Stück abschneiden (Fig. 8, p). Die so gebildete keilförmige Zelle teilt sich nun 1—3mal durch eine auf die schiefe Wand rechtwinkelige in 2—4 nebeneinanderliegende Zellen (Fig. 9, p), deren jede zu einem Haare auswächst, während zugleich der übrige Teil der Epidermiszelle rasch sich in die Länge streckt. Dies erklärt uns auch die Erscheinung, daß die Haare in Gruppen beisammen stehen. Öfters findet man auch einzeln stehende Haare. In diesem Falle schneidet die erste in der Epidermiszelle auftretende schiefe Wand nicht eine Kante, sondern bloß eine Ecke derselben ab." (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 124). Eine entsprechende Beschreibung von keilförmig zwischen zwei etwa kahnförmig zusammenschließende Epiblemzellen eingesenkten Wurzelhaaren, die einzeln, selten zu zweien stehen, gibt Linsbauer (1898, S. 1001) bei L. Phlegmaria; bemerkenswert ist deren lockere Verbindung mit dem Epiblem, infolge deren die Haare sich schon bei mäßigem Zuge aus dem Verbande lösen, ohne daß eine Verletzung des Gewebes eintreten würde. Derart gebildete Haare besitzen L. clavatum, annotinum, Selago (Fig. 37), Chamaecyparissus und Hippuris; die Haare letzterer Spezies sind sehr reichlich entwickelt, bis 2 mm lang und häufig zu zweien gestellt. Die Haare stehen entweder senkrecht von der Oberfläche ab (L. annotinum), oder sind nach der Spitze der Wurzel hingewendet, so daß die eine Seite der keilförmigen Basis, die quer über die Wurzeloberfläche läuft, die größere ist. Das Epiblem war bei L. Selago in 3 cm Spitzenabstand bereits abgestorben. In der clavatum-Gruppe geht es samt einem Teil der Rinde oft gänzlich verloren, da sich bei diesen Spezies ein Ring peripherer Rindenzellen ablöst, der zunächst als Röhre um den unversehrten Wurzelkörper liegt; später können sich diese Schichten in Fetzen und Streifen loslösen, so daß dann die Zellen des nunmehr freigelegten Rindenparenchyms die Oberfläche der Wurzel bilden (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 120).

Das übrige „Rindengewebe".

In der Rinde der Wurzel von Lycopodium fehlen hypodermatische Elemente völlig; sie ist (mit Ausnahme des Epiblems) nur aufgebaut aus Parenchym- und Sklerenchymzellen. Die Parenchymzellen sind dünnwandig, kurz und mit meist schiefen Querwänden ineinander geschoben (Fig. 45); ihre Membran besteht aus Kohlehydratlamellen, die im Alter verholzen. Die Sklerenchymelemente besitzen einen polygonalen, isodiametrischen oder tangential abgeflachten Querschnitt, dessen Breite 10—20 μ (L. annotinum) und 30—60 μ (L. carolinianum), dessen radiale Tiefe 10—20 μ (L. annotinum) und 15—30 μ (L. carolinianum) betrug. Die Länge der Zellen belief sich auf 300—400 μ (L. clavatum). Die mittleren Lamellen (Primärmembranen?) waren dünn, 0,5—1,5 μ, bei einigen Arten quer zur Längsrichtung gewellt, und die späteren Verdickungen folgten dieser Wellung. Die Verdickungen zeigten Schichtung, wurden oft recht stark und verholzten im Alter fast ganz. Ihre Oberfläche war nicht glatt, sondern wies bei einigen Spezies unregelmäßige Vorsprünge, Warzen oder Zäpfchen auf, wie sie Linsbauer 1898, S. 1003) für L. Phlegmaria angibt und abbildet (I, Fig. 4). Die Verholzung der mittleren Lamellen und der Verdickungsschichten mit Ausnahme der zuletzt aufgelagerten ließ sich durch die Rotfärbung mit Phloroglucin nachweisen; in Chlorzinkjod wurden diese Partien gelb, nach längerer Vorbehandlung mit Eau de Javelle nur die mittlere Lamelle noch gelb, die Verdickungsschichten blau. Die Verholzung beginnt kurz hinter der Wurzelspitze, von den Zwickeln ausgehend; zur selben Zeit beginnt die Auflagerung der Verdickungsschichten sowie die Verholzung der Tracheïden, wie schon Naegeli und Leitgeb fanden (1868, S. 120). Gegen Chromsäure leisten die mittleren Lamellen am längsten Widerstand, ebensolange wie die Tracheïden. Im Gegensatz zu denen der Farne sind die Sklerenchymelemente nicht gebräunt, sondern besitzen nur eine gelbliche Farbe (vergl. de Bary 1877, S. 128, Linsbauer 1898, S. 1022). Die Rindenzellen besitzen reichlich etwas schräg gestellte, ovale Tüpfel, vorzüglich an ihren Enden (vergl. Linsbauer 1898, S. 1023); besonders in den dünnwandigen Zellen färbte sich die Umgebung der Tüpfel stark mit Safranin oder Methylenblau, so daß jeder Tüpfel von einem Hof umgeben erschien. Plasmaverbindungen konnte ich leicht färben, besonders in den weniger stark verdickten Parenchymzellen.

Die Spezies der clavatum-Gruppe besitzen einen meist sehr vielschichtigen Ring von Sklerenchymzellen, der die „Scheide" ohne Unterbrechung umgibt, dessen innerste Zellen am meisten verdickt und mit festen Zwickeln versehen sind, während die weiter außen liegenden Schichten allmählich dünnwandiger und intercellularenführend werden (Fig. 38, 48). Die äußersten 5—10 Schichten sind parenchymatisch (vergl. Naegeli und Leitgeb 1868, S. 120). In der Selago-Gruppe ist ein peripher liegender Ring von Sklerenchym vorhanden, dessen äußere und innere Schicht weniger stark verdickt ist, wie schon Linsbauer (1898, S. 1003) für L. Phlegmaria angibt. Die übrigen Rindenzellen, die in etwa 3—6 Lagen die „Scheide" umgeben, sind normale, großlumige, dünnwandige Parenchymzellen. Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit ist die Dehnbarkeit der Wurzeln von Lycopodium clavatum. Eine ältere Wurzel von 6,7 cm Länge konnte ich auf 7,6 cm, also um etwa 12 % dehnen; dabei blieb der Sklerenchymring anscheinend unversehrt, während das Leitbündel an verschiedenen Stellen quer glatt durchgerissen war. Eine mikroskopische Prüfung zeigte zwar in radialer Richtung keine bemerkbare Verkleinerung des Querschnittes der Sklerenchymzellen, aber viele feine Querrisse und Sprünge, im Längsschnitt auch wohl Längsrisse in diesen Elementen. Ehe man diese Dehnung bewirken kann, hat man einen beträchtlichen Widerstand zu überwinden, wenn man das Wurzelstück an beiden Enden faßt und auseinanderzieht.

Bei Monocotylen und Farnen kann die äußere Rinde bis auf einen etwa vorhandenen Sklerenchymring oder bis auf die Endodermis absterben, ohne daß die Wurzel in ihrer Funktion als Leitungsorgan beeinträchtigt wird. Eine ähnliche Erscheinung zeigen uns die Lycopodien. So entstehen bei Lycopodium clavatum kurz hinter dem Vegetationspunkt, zu der Zeit, in der die Tracheïden zu verholzen beginnen, und in der bei den Farnen und Monocotylen der Caspary'sche Streifen erscheint, allmählich größer werdende und miteinander in Verbindung tretende Intercellularen (Fig. 42, 38); schließlich wird so von den parenchymatischen Rindenschichten ein 2—4 Schichten dickes, geschlossenes Rohr abgetrennt samt dem Epiblem (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 120). Noch in 7 cm Spitzenabstand konnte ich in den derart abgetrennten Zellen Plasmolyse erhalten. Das Epiblem bleibt bis 3 cm Spitzenabstand, wie erwähnt, erhalten; das von

ihm etwa aufgenommene Wasser muß deshalb infolge der Lücke bis in die Wurzelspitze und um die Lücke herum in die Leitungsbahnen eintreten. Bei L. clavatum, alpinum, carolinianum, paniculatum zerreißt der abgetrennte Hohlring schließlich in Fetzen und Streifen, wenig oder gar nicht bei L. annotinum.

Bei der Wurzel von L. clavatum bemerkte ich, daß die durch die Abtrennung der Rinde freigelegte Oberfläche mit einer deutlichen Kutikula versehen war. Die Untersuchung ihrer Entwicklung zeigte mir folgendes Bild. Zwischen den noch unveränderten Lamellen, die sich später trennen werden, bemerkt man zu der Zeit, in der die Trennung in das Anfangsstadium tritt, Ausscheidungen von fettartigen Massen in ganz feiner, aber unregelmäßiger Schicht, so daß man darin dickere und dünnere Stellen unterscheiden kann, auch unvollständige Stellen und Lücken (Fig. 39, 40, 38). Diese fettartigen Substanzen will ich kurz Korkstoffe nennen. Innerhalb der Intercellularen, die in der Linie der Trennung liegen, sowie innerhalb der nächst inneren findet man auch regelmäßig Korkstoffe abgelagert, teilweise in Form von zusammenhängenden Lamellen (Fig. 40). Die zuerst erwähnten Korkstoffmassen sieht man auf etwas weiter fortgeschrittenen Stadien stärker werden, seitlich Zusammenhang gewinnen und regelmäßiger werden. In dem Maße, wie durch das Auseinanderweichen der Zellen in der Trennungslinie die nunmehrige Außenfläche des Wurzelcylinders an Zusammenhang gewinnt, wird auch die „sekundäre" Kutikula über die ganze nunmehrige Oberfläche ausgebreitet. Die Intercellularen der nunmehr äußersten Zellschicht der Wurzel sind jetzt überall mit Korkstofflamellen ausgekleidet, die in den Ecken der Intercellularen stärker sind (s. Fig. 38, 41). Die Aufsicht zeigt im Anfang die Korkstoffe aus unregelmäßigen Massen bestehend, wenn man mit Sudan färbt, während später die Oberfläche gleichmäßig schwach gerötet sich darstellt; wie man sich aber durch Querschnitte leicht überzeugt, wird die Kutikula nie ganz gleichmäßig, sondern zeigt dünnere und dickere Stellen (Fig. 41). Auf Längsschnitten durch die Wurzelspitze sieht man die Kutikula bis in die Rindentrennungszone hinaufgehen. Nicht alle Wurzeln zeigen diese sekundäre Kutikula gleich gut, bei manchen ist sie nur schwach entwickelt. Die Zellen, die die Kutikula erzeugen, sind, wie erwähnt, parenchymatisch und besitzen nur wenige Verdickungsschichten; sie sind schließlich verholzt und werden durch das Schneiden leicht deformiert. Die Kutikula, die sehr dünn bleibt, gibt die für fettartige Stoffe charakteristischen Reaktionen. Mit Sudan färbt sie sich leuchtend rot; eine Vorbehandlung mit Eau de Javelle läßt die Färbung besser hervortreten. Naphtolblau (Arthur Meyer 1906, S. 183) färbt sie blau, Chlorzinkjod gelb bis braun. In Glycerin tritt sie stärker lichtbrechend hervor, durch heißes Glycerin schmelzen Kügelchen aus und manche Membranpartien erscheinen dann frei von der Kutikula. Durch heiße Kalilauge wird sie zum Verschwinden gebracht. Durch Chromsäure wird sie körnig, bleibt aber doch noch lange erhalten, und eine $^3/_4$stündige Ätherbehandlung griff sie wohl an, löste sie aber nicht. Nur dickere Wurzeln von L. clavatum zeigten eine zusammenhängende Kutikula; sehr dünne Wurzelzweige hatten in 1 cm Spitzenabstand eine noch unveränderte Rinde; doch waren in den Intercellularen der entsprechend gelegenen Zellen, in deren Nähe die Rindentrennung vor sich gehen könnte, die charakteristischen Korkstofflamellen zu sehen.

Außer L. clavatum zeigte nur L. annotinum an der durch die Abtrennung der äußeren Rinde freigelegten Oberfläche geringe, nicht lamellenartig zusammenhängende Korkstoffausscheidungen.

In der Literatur waren verschiedenartige Auskleidungen von Intercellularen im allgemeinen schon lange bekannt (de Bary 1877, S. 225); zuerst wurden sie als intercellulares Plasma gedeutet (vergl. auch Kny 1904, S. 29, 347 und 1905, S. 96), von Gardiner (1885, S. 390) als die in verholzte oder verschleimte Substanz umgewandelte Partie der betreffenden Außenfläche der Zelle. Nach Schenk (1885, S. 221) gehen die Auskleidungen höchst wahrscheinlich aus der den schizogenen Intercellularraum auskleidenden gespaltenen Mittellamelle unter geringer chemischer Veränderung hervor. Wisselingh (1887, S. 19) beobachtet verholzte Auskleidungen, verkorkte oder kutikularisierte, und solche, die dem Protoplasma ähneln; er gibt nichts über die Entwicklung derselben an. Arthur Meyer (1889, S. 347, 356) stellte bei den Vittae der Umbelliferensamen fest, daß deren Intercellularen eine feste, kutikulaartige Auskleidung erhalten. Die Auskleidung entsteht durch Ausscheidung von nicht genauer bestimmbaren Substanzen durch die Wand der „Epithelzellen" hindurch. Um einen ähnlichen Prozeß scheint es sich hier bei Lycopodium zu handeln; es ist nicht zu vermuten, daß die Mittellamelle, wie es nach Fig. 39, 40 den Anschein hat, direkt

in fettartige Stoffe zerfällt, denn auch noch nach Spaltung der Membran wächst die sekundäre Kutikula in die Dicke.

Die Rinde der Lycopodium-Arten der Selago-Gruppe besitzt, wie erwähnt, einen unter dem Epiblem liegenden Sklerenchymring, dessen äußerste Lage und innerste Lagen dünnwandiger sind. Diese Zellschichten trennen sich von einem inneren, Leitbündel, „Scheide" und wenige dünnwandige Parenchymschichten enthaltenden Cylinder ab, werden aber nicht zerstört. Die Ablösung geschieht auf dieselbe Art wie in der clavatum-Gruppe. Die dem inneren Cylinder verbleibenden Parenchymzellen bleiben straff und lebendig; die nach der Trennung innersten Schichten des Hohlcylinders schrumpfen, so daß der innere Cylinder lose in dem äußeren liegt. Ebenso verhält sich L. inundatum, das ich zur clavatum-Gruppe stellte, s. S. 36; der äußere Ring ist hier nur parenchymatisch (Fig. 42). Eine Ausscheidung von Korkstoffen fehlt überall außer bei L. inundatum, auf dessen innerer Cylinderoberfläche geringe Mengen von Korkstoffen liegen, die sich durch Sudan röten; eine zusammenhängende Lamelle fehlt aber (Fig. 43; der abgetrennte periphere Teil ist nicht mitgezeichnet). Der Außencylinder sowie das Epiblem bleiben bis 3 cm Spitzenabstand lebendig.

Die „Scheide".

Naegeli und Leitgeb (1868, S. 120) geben an, daß ebenso wie die äußere Rinde von der inneren, so auch die innere in ähnlicher Weise von dem centralen Gefäßcylinder sich trenne, indem die zwei oder drei innersten Rindenschichten, deren Zellen vom Verdickungsprozesse ausgeschlossen blieben, zerreißen. So sehe man dann im Alter der Wurzel den Gefäßcylinder von zwei ineinander geschobenen Röhren umschlossen, deren innere dem Gefäßcylinder fortwährend enge anliege. Diese zweite Abtrennung wird aber, wie ich an meinem Material sehen konnte, durch die Präparation verursacht.

Da man eine Endodermis mit dem Casparyschen Streifen bei den Gefäßpflanzen immer gefunden hatte, so lag der Gedanke nahe, daß eine solche bei Lycopodium nicht fehle. Van Tieghem (1871, S. 84) gab an, daß die innerste Rindenschicht in der Jugend an den Seiten- und Querwänden den gewellten Streifen besitzt. Russow (1873, S. 130) bemerkt, daß die Wurzeln von L. annotinum und complanatum in histologischer Hinsicht vollkommen, die von L. clavatum fast genau mit dem Stamm übereinstimmen. Seine Beschreibung der Stamm„scheide" gilt daher auch für die Wurzel„scheide". Bruchmann (1874, S. 545 und 1898 S. 77) stellt fest, daß eine mit Casparyschen Punkten versehene Endodermis nicht existiert. Campbell gibt in seinen „Mosses and Ferns" (1905, S. 495 und 499) keine neuen Tatsachen hier und auch sonst bei Lycopodium. Linsbauer schreibt (1898, S. 1003) von L. Phlegmaria (Selago-Gruppe): „Ein bis zwei Reihen lückenlos verbundener, zartwandiger Zellen, welche die Rinde gegen den Fibrovasalstrang begrenzen, entsprechen der Gefäßbündelscheide. Bei Behandlung der Schnitte mit Phloroglucin und Salzsäure heben sich ihre, namentlich an Innen- und Seitenwänden verholzten Elemente scharf von der stets unverholzten inneren Rinde ab."

Der sehr auffällige Unterschied in der Ausbildung der „Scheide" zwischen der clavatum und Selago-Gruppe hat bisher keine Erwähnung gefunden. Ich beginne mit der clavatum-Gruppe, deren „Scheide" bei allen dahin gehörigen Arten völlig gleich gebaut ist.

Der Querschnitt durch eine ausgebildete Wurzel von L. clavatum z. B. zeigt uns folgendes Bild (Fig. 47). Die dickwandigen Sklerenchymzellen grenzen sich nach innen scharf ab gegen 2—3 Schichten (bei dünnen Wurzelzweigen 1—2 Schichten) dünnwandiger, intercellularenfreier, nicht sehr regelmäßig gestellter, polygonaler, schwach bräunlich (Cramer 1855, S. 19) gefärbter Zellen, die allmählich in das Leitbündelparenchym übergehen. Färbt man mit Phloroglucin, so sieht man die äußeren Zellen der „Scheide" stark gerötet; der Farbton ist bei weiter innen liegenden Zellen matter und verschwindet nach innen zu allmählich ohne scharfe Grenze, zuletzt in den mittleren Lamellen. Letztere treten überall durch die tiefere Färbung hervor. Chlorzinkjod färbt in derselben Weise gelb. Gegen Chromsäure zeigen die Tracheiden, die Zwickel der Sklerenchymzellen und die Wände der „Scheide" dieselbe Widerstandsfähigkeit; zuletzt wurden von letzteren die äußersten Tangentialwände gelöst. Die betreffenden Wandpartien sind demnach verholzt. Die Dicke der Lamellen der Scheidenzellen beträgt etwa 2 μ (bei L. alpinum 3 μ). Ein Casparyscher

Streifen fehlt, ebenso irgend eine Art von Verkorkung, auf die mit allen Kork-Reagentien geprüft wurde. Interessante Färbungen gab Methylenblau mit darauffolgender Überführung in Canadabalsam. In den schwach verholzten Partien hielt sich der Farbstoff nicht, so daß nur ein oder zwei äußere Schichten der „Scheide" sich scharf gegen das weiter innen gelegene Gewebe abhoben und die Übergänge zu letzterem verschwanden (Fig. 48). Die Wände lassen bei Färbung mit Chlorzinkjod auf Zusatz von starker Schwefelsäure Tüpfel erkennen, die denen der Rindenparenchymzellen gleichen (Fig. 51). Die Größenverhältnisse weichen weder bei der Breite und Tiefe (20—25 μ Breite, 10—15 μ Tiefe) noch bei der Länge von den angrenzenden Sklerenchymzellen ab, ebenso sind die spindelförmige Gestalt, die schief ineinander geschobenen Querwände ganz gleich den entsprechenden der angrenzenden Rinden- und Leitbündelparenchymzellen. In ganz jungen Wurzelstücken kann man daher durchaus nicht sagen, ob aus einer Zelle eine „Scheiden"- oder eine Rinden-, beziehungsweise Leitbündelparenchymzelle wird.

Die jungen „Scheiden"zellen bestehen aus sehr dünnen Kohlehydratlamellen. (0,3 μ). Die erste Veränderung der Membran geschieht dadurch, daß die Zwickel verholzen; bald tritt die Verholzung der äußersten Tangentialwand ein und setzt sich nach innen auf die nächsten Wände fort, die dann mit Phloroglucin in ihrer ganzen Ausdehnung sich röten (Fig. 46). Später legt sich auf diese Primärmembran eine dünne, auch verholzende Membran auf (Fig. 49). Damit hat die „Scheide" schon in geringem Spitzenabstande ihre definitive Ausbildung erreicht. Nicht aber sterben die Zellen ab und verdicken sich, so daß sie nicht mehr von dem Rindensklerenchym zu unterscheiden wären, wie van Tieghem bemerkt (1871, S. 84). Aus dem Bisherigen geht ohne weiteres hervor, daß bei diesen Lycopodium-Arten die „Scheide" nur aus dünnwandigen, verholzten Parenchymzellen besteht.

Einen Übergang zur Selago-Gruppe stellt L. inundatum dar; die Rinde ist so gebaut wie bei der Selago-Gruppe; ein innerer Sklerenchymring fehlt also, und das Rindenparenchym geht in die Scheidenzellen über (Fig. 50). Die „Scheide" ist aber nicht wie bei der Selago-Gruppe gegen das Leitbündel scharf abgesetzt, sondern geht ähnlich wie bei der clavatum-Gruppe in das Leitbündelparenchym über.

Ein Querschnitt durch eine Wurzel von L. S e l a g o (S e l a g o-G r u p p e) zeigt als auffallendsten Unterschied gegen die eben besprochenen Verhältnisse eine geschlossene, verholzte Tangentialwandreihe, die wir als „Rindengrenze" ansehen wollen. Das Leitbündel wird hier von einer Parenchymschicht umgeben, die man als periphere Leitbündelschicht bezeichnen könnte. Umgeben wird sie wiederum von einer 1—2schichtigen Lage lückenlos aneinander schließender, dünnwandiger „Scheiden"zellen. Die innersten Tangentialwände derselben sind stark verholzt und geben mit Phloroglucin eine stark rote Färbung, die, an Intensität rasch abnehmend, in die Radialwände übergeht bis in die nächsten Zwickel, wohl auch darüber hinaus in benachbarte Wände (Fig. 43, 52). Chlorzinkjod färbt die verholzten Partien gelbbraun, verdünnte Methylenblaulösung (vergl. oben) nur die innersten Tangentialwände, so daß diese allein als charakteristische, gefärbte zackige Kreislinie das Leitbündel umgeben; als eben solche Kreislinie treten sie hervor, wenn Chromsäure auf den Schnitt eingewirkt hat (Fig. 44), die diese Zellwände und die Tracheen zuletzt löst. Wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, tritt die Verholzung der Tangentialinnenwände durch die ganze Dicke der Membran erst schwach, dann stärker auf; von einem Casparyschen Streifen ist nichts zu bemerken. Ebensowenig findet irgend eine Verkorkung statt. Die Scheidenzellen besitzen ovale Tüpfel; die Membranen bestehen aus einer Lamelle und sind 0,2 μ dick (L. Selago) (Fig. 52) oder lassen eine mittlere, stark verholzte Partie erkennen und sind 1 μ (L. lucidulum) (Fig. 49) dick. Die Breite der Zellen beträgt bei L. lucidulum 15—25 μ, die Tiefe 8—18 μ. Im Längsschnitt ist ihre Form nicht von der benachbarter Parenchymzellen zu unterscheiden. Außerhalb der „Scheide" liegen einige Schichten Intercellularen führender Parenchymzellen. Wie man sieht, unterscheiden sich die beiden Gruppen durch die Gestalt der Einzelzelle der „Scheide" kaum von einander; nur durch die Lage der am stärksten verholzten Wand derselben kommt in dem einen Falle ein Übergang von „Scheide" zum Leitbündel, im anderen eine scharfe Abgrenzung gegen letzteres zustande.

Die „Scheide" der Wurzel sowie deren äußerste Leitbündelparenchymschicht schließen sich an die entsprechenden Gewebe der Achse direkt an (Bruchmann 1898, S. 81).

Es wurde bei der Untersuchung der „Scheide" darauf geachtet, ob der Protoplast ihrer Zellen Besonderheiten aufweist, die mit der physiologischen Bedeutung der Scheide in Zusammenhang stehen könnten. Besonders interessant wäre der Nachweis der Verteilung der Plasmaverbindungen gewesen; doch glückte es kaum, infolge der Verholzung der entscheidenden Stellen sichere Ergebnisse zu erhalten. Das Auftreten von Stärke in der Rinde und der Scheide war wechselnd, Fett wurde nur selten gefunden, z. B. in einem Exemplar von L. Selago, das im schattenlosen Geröll des Riesengebirges gewachsen war; „Scheide" und Siebteil waren hier mit Fetttropfen ganz erfüllt. Auch im Leitbündel von L. clavatum fanden sich mitunter sehr viele Fetttröpfchen. Besonderheiten sind demnach nicht aufgefunden worden.

Die Achse.

„Einige Arten der Gattung Lycopodium sind dadurch besonders ausgezeichnet, daß Stamm und Wurzel in der Gewebebildung genau übereinstimmen, was, so weit ich den Bau der Leitbündelpflanzen übersehe, im übrigen Pflanzenreiche nicht vorkommt" (Russow 1873, S. 128). Diese Übereinstimmung besteht in Bezug auf die „Scheide", die uns hier hauptsächlich interessiert, bei den von mir untersuchten Arten in denkbar vollkommenster Weise . Es ist demnach zu erwarten, wie es wirklich der Fall ist, daß man auch bei der Anatomie der Achse eine clavatum- und eine Selagogruppe vorfindet.

Es liegt nicht im Rahmen dieser Abhandlung, auf das Scheitelwachstum von Lycopodium nach den ausführlichen Darstellungen von Strasburger (1872, S. 336 ff.), Hegelmeier (1872, S. 805 ff.) und Bruchmann (1874, S. 530 ff.) näher einzugehen. Alle drei Autoren fanden übereinstimmend, daß die Achse von Lycopodium keine Scheitelzelle besitzt, sondern zwei getrennt wachsende Meristemgruppen; das periphere Scheitelmeristem besteht aus 1—5 durch Gestalt und Größe nicht ausgezeichneten Initialen, die sich nur radial teilen und die zugleich die Epidermis abgeben. Letztere geht noch spät tangentiale Teilungen ein (Fig. 74, 75). Das centrale Meristem wächst durch besondere Initialen, die unmittelbar an die der „Rinde" anstoßen. Beide Gewebe sind in der Jugend schwer von einander zu unterscheiden (Bruchmann 1874, S. 531). Die Feststellung der „Rindengrenze" unterliegt bei der clavatum-Gruppe denselben Schwierigkeiten wie in der Wurzel; deshalb meinte auch Hegelmeier (1872, S. 807) eine Schwierigkeit darin gefunden zu haben, daß man bisweilen „die eine oder andere der den äußersten Scheitel einnehmenden Zellen in einem Lageverhältnis zu einer unterliegenden, dem Plerom angehörigen" findet, welches dahin gedeutet werden könnte, daß auch in diesen Zellen des peripheren Meristems mitunter der Oberfläche parallele Teilungen vorkommen. „Es muß daher die Möglichkeit vorbehalten bleiben, daß durch zeitweisen Eintritt solcher Teilungen in der Scheitelschicht sich auch mitunter von der letzteren abstammende Tochterzellen dem Plerom zugesellen, was für das letztere eine nicht ganz so selbständige morphologische Stellung, wie sie das Plerom der Phanerogamen besitzt, involvieren würde." Die Zeichnung, die diesen Worten zur Erläuterung beigegeben ist, ist eine von L. alpinum, das zur clavatum-Gruppe gehört. Eine solche Erscheinung werden die Arten der Selago-Gruppe, die ja eine deutliche „Rindengrenze" besitzen, nicht aufweisen, und daher stieß auch Bruchmann (1874, S. 530) bei L. inundatum auf keine dieser von Hegelmeier angegebenen Teilungen trotz sehr genauen Studiums. Hegelmeier beobachtete auch die Entwicklung der „Scheide" aus der „Rinde". Strasburgers Abbildung des Achsenscheitels von L. Selago (1872, Taf. 25, Fig. 29) zeigt eine deutliche Abgrenzung des centralen gegen ein peripheres Meristem. Ferner bemerkt er (1891, S. 459): „Alle die Gefäßbündelteile werden gemeinsam von einem gestreckt parenchymatischen Gewebe umgeben, das je nach den Arten verschieden stark ist, vor der Kante des Gefäßteils bis auf eine Zellschicht zurückgehen kann. Seine Elemente sind meist weitlumiger als diejenigen des Gefäßbündelparenchyms und führen auf jüngeren Zuständen Stärke. Seiner Lage nach könnte dieses Gewebe auch hier zum Centralcylinder gehören und Pericykelgewebe sein, tatsächlich kann man aber auf hinlänglich jungen Entwicklungszuständen die Zellreihen der innersten Rinde bis auf die Primanen des Gefäß- und Siebteils hin verfolgen." Augenscheinlich nach Querschnittsbildern also stellte Strasburger die Unabhängigkeit des Sieb- und Tracheenteils von allem anderen peripheren Gewebe fest; leider gibt er die untersuchte Spezies nicht an; der Beschreibung nach muß sie zur clavatum-Gruppe gehören. Anders lautet die Beschreibung van Tieghem und Douliots (1888, S. 553) von L. inundatum: „Der Scheitel dieser Achse besitzt ein oder zwei gemeinsame Initialen (initiales com-

munes), die sich teilen, tangential zur Bildung des Centralcylinders und radial zur Bildung der Rinde. Die peripheren Segmente teilen sich bald tangential; die äußere Zelle gibt durch Teilung die äußere Rinde mit der Epidermis (exoderme); die andere gibt durch Teilung die innere Rinde mit der Endodermis."

Die Längsschnitte, die ich mit dem Mikrotom von Achsenspitzen von L. clavatum machte, gaben gar keinen Aufschluß über die Abstammung der „Scheide". Aufeinanderfolgende Querschnitte des Scheitels von L. Selago zeigten dagegen deutlich den gemeinsamen Ursprung von „Scheiden"zellen und außen an sie anstoßenden Zellen an der Lagerung derselben, ebenso wie es für die Wurzel beschrieben ist (s. S. 36).

Längsschnitte durch die Spitze von L. inundatum (Fig. 74, 75) wiesen wohl eine Differenzierung in zwei Meristemgruppen auf, doch war die Grenze zwischen beiden nicht ohne Willkür zu ziehen, auch konnte nicht bestimmt festgestellt werden, ob diese Grenze identisch ist mit der Reihe verholzter Tangentialinnenwände, die oben willkürlich als Rindengrenze bezeichnet wurde.

Die Epidermis der Achse besteht aus langgestreckten, mehr oder weniger stark verdickten Zellen und ist von einer mehr oder weniger starken Kutikula bedeckt. Die Seiten- und Innenwände sind getüpfelt, auch ist die Außenwand mitunter von Tüpfeln durchzogen, die bis nahe unter die Kutikula reichen (Linsbauer 1898, S. 997, 1007, 1011, 1015). Der Rinde fehlen hypodermatische Schichten. In der Selago-Gruppe fand ich nur Parenchym im Rindengewebe; in den Sporophyllständen von L. inundatum war ein 6—8 Zellen starker Sklerenchymring um die „Scheide" vorhanden. Die clavatum-Gruppe besitzt oft sehr stark entwickelte, innen gelegene Sklerenchymringe. Die Sklerenchymelemente der Achse (vergl. Russow 1873, S. 130) gleichen völlig denen der Wurzel. Bei L. clavatum fand ich vorzüglich in den kleinen Intercellularen des Sklerenchyms nahe der „Scheide" Korkstoffmassen, die denen der Wurzel glichen. Diese mehr oder weniger deutlichen Massen bildeten keine vollständige Lamelle; nach Vorbehandlung durch Eau de Javelle traten sie, mit Sudan gefärbt, deutlich hervor; durch 48stündiges Liegen der Schnitte in Chloroform oder Äther, sowie durch Kalilauge wurden die Korkstoffe gänzlich zerstört, sie waren aber gegen Chromsäure recht widerstandsfähig. Ebenso beschaffene Intercellularen besitzt die unterirdische Achse von L. Chamaecyparissus. Linsbauer (1898, S. 1022) findet die Wände der Sklerenchymelemente in einigen Fällen (L. nummularifolium und filiforme) gebräunt, während sie sonst bei Lycopodium im Gegensatz zu den Farnen nicht gebräunt seien. Leider gibt er nichts Genaueres an über das mikrochemische Verhalten dieses Farbstoffes. Weitere Einzelschilderungen des Rindengewebes, der Schleimgänge, des „Polstergewebes" von L. inundatum finden sich bei Hegelmeier (1872, S. 796), Bruchmann (1874, S. 548) und Linsbauer (1898); sie enthalten für unser Thema nichts Wesentliches. Die erste genauere Beschreibung der Achsen„scheide" findet sich bei Hegelmeier (1872, S. 795): „Gemeinschaftlich ist den Achsen aller verschiedenen Grade und aller untersuchten Arten die Eigenschaft der 1 bis 3 innersten Rindenlagen, nur dünne, namentlich einen scharfen Gegensatz gegen die zunächst nach außen an sie grenzenden Zelllagen zeigende Wandungen zu besitzen .... Die Zugehörigkeit dieser die Phloëmscheide zunächst umschließenden Gewebslage .... — sie mag kurz als Rindenscheide bezeichnet werden — zu der Stengelrinde wird noch im erwachsenen Zustande durch die Weite und zum Teil auch die Anordnung ihrer Zellen angedeutet, noch sicherer aber durch die Entwicklung dargetan; ihre größte Dicke von 3 Zelllagen erreicht sie in den dicken Hauptstengeln von L. annotinum, clavatum, alpinum, complanatum; auf zwei und eine Schicht verdünnt sie sich in den schwächeren Achsen dieser Arten, sowie in den Stengeln von L. inundatum und Selago .... Die durchschnittliche Länge der radial meist engen, zuweilen auch (bei L. inundatum, Selago) etwas weiteren Zellen der Rindenscheide kommt mit der der übrigen Rindenzellen überein, ebenso ihre Form; die Enden sind bald schief, bald fast quer abgestutzt; am auffallendsten markieren sie sich, namentlich gegenüber der Phloëmscheide, nach Anwendung von Chlorzinkjod auf Quer- und Längsschnitten, in welchen sie sich gleich den angrenzenden mehr dickwandigen Rindenzellen bräunen, während sich die Zellwandungen der Phloëmscheide bald nicht, bald hellblau färben." Russow (1873, S. 129) will die „aus sehr dünnwandigen, verholzten (oder verkorkten?)" Zellen zusammengesetzte Scheide als Schutzscheide oder wenigstens deren Analogon auffassen. Wie in der Wurzel wollte man auch in der Achse den Casparyschen Streifen entdeckt haben. So trägt nach van Tieghem und Douliot (1888, S. 553) die „innerste Rindenschicht" von L. inundatum, „welche die Endodermis ist, in einem bestimmten Zeitpunkte die verholzten Faltungen auf ihren Seiten-

und Querwänden. Später erstreckt sich diese Verholzung ganz auf diese Wände ebenso wie auf die Außenseiten, dann greift sie auf die vorletzte Schicht über." Ähnlich Strasburger (1891, S. 460): „Auf die den Pericykel vertretenden Rindenschichten (vergl. S. 89) folgt als einfache Zellschicht auch bei Lycopodium die Endodermis. Sie ist als solche im Stamme der Lycopodium-Arten nicht leicht nachzuweisen, weil ihre Zellen alsbald im ganzen Umkreis kutinisieren und das charakteristische Aussehen von Endodermen einbüßen. Unter Umständen kann man aber auf jungen Zuständen auch das kutinisierte Band an den radialen Wänden sehen. .... ich sah es am besten bei Lycopodium Selago. Die Verkorkung setzt sich bei Lycopodium auf die nächste und selbst übernächste Rindenschicht jenseits der Endodermis fort, und da diese Zellschichten auch wie die Endodermis lückenlos verbunden sind, sich nicht stärker verdicken und tangentiale Streckung erfahren, so glaubt man im fertigen Zustande eine aus mehreren gleichwertigen Zellschichten gebildete Rindenscheide hier vor sich zu haben." Daß ein Casparyscher Streifen aber nicht vorhanden ist, ist schon aus der Abhandlung Bruchmanns (1898, S. 77), die oben zitiert ist (S. 34), zu ersehen. Jones (1898, S. 558) findet die „Scheidenzellen" im allgemeinen stark verholzt. Nicht ganz verständlich ist eine Angabe Jeffreys (1903, S. 134): „Eine Endodermis (Phloeoterma) ist sicherlich nicht unterscheidbar bei Lycopodium clavatum. Bei L. lucidulum ist die Endodermis zweifellos vorhanden. Der Unterschied zwischen den beiden Fällen der Entwicklung der Endodermis ist der Anwesenheit oder Abwesenheit von Sklerenchymgewebe zuzuschreiben, das die Stele umgibt. Gewöhnlich kann, wo Sklerenchym den Centralcylinder umgibt, die Phloeoterma-Schicht nicht leicht unterschieden werden. Ich habe ähnliche Fälle in der Entwicklung der Angiospermen-Achse beobachtet. In der jüngeren Region der Achse, wo Sklerenchymgewebe nicht vorkommt, kann die Endodermis gewöhnlich ohne Reagentien ausfindig gemacht werden. In weiter entwickelten Achsenteilen läßt das Erscheinen von Sklerification in Pericykel und Rinde die Endodermis nicht länger sichtbar sein."

Meinen Beobachtungen nach verteilen sich die Lycopodium-Arten in Bezug auf die Anatomie der Achsen„scheide" ebenso wie bei der Wurzel. Die clavatum-Gruppe besitzt eine gegen das außenliegende Sklerenchym abgegrenzte, nach innen nicht abgegrenzte „Scheide", die Selago-Gruppe eine gegen die äußerste Leitbündelparenchymschicht scharf abgesetzte „Scheide", und auch in allen sonstigen Eigenschaften gleichen sich die „Scheiden" von Wurzel und Achse vollkommen. L. inundatum, das in der Wurzelanatomie die Merkmale der beiden Gruppen in gewisser Hinsicht vereinigte, schließt sich in bezug auf die Achsenanatomie ganz an die clavatum-Gruppe an.

Die Prüfung auf Plasmaverbindungen gelang besonders gut in der Achse von L. Selago; hier konnte ich deutlich sehen, daß die Plasmaverbindungen von den außen angrenzenden „Rinden"zellen durch die Außenwände der „Scheidenzellen" gingen; auch im Leitbündelparenchym waren sie sehr gut sichtbar. Von Inhaltsstoffen bemerkte ich im Leitbündel, in der Scheide und in der Rinde mehrfach Fett (L. Selago, Chamaecyparissus).

Die Blätter der Lycopodiaceen.

Wenn man einen Querschnitt der Achse einer Lycopodium-Art betrachtet, bemerkt man immer die zahlreichen Blattspuren. Da die Verhältnisse hier anders liegen als bei den übrigen Pteridophyten, schien es mir nötig, diese zu verfolgen und auch das Blatt von Lycopodium auf scheidenbildende Gewebe zu untersuchen.

Russow (1873, S. 131) gibt in betreff des Blattleitbündels an, daß es aus wenigen Tracheïden bestehe, die bei L. Selago wenig oder gar nicht verholzt seien; die Tracheïden seien umgeben von Leitbündelparenchymzellen; bei L. Selago fänden sich in der Nähe des Leitbündels nach der Blattunterseite hin, bogenförmig gestellt, siebröhrenartige Elemente. So weit die Blattleitbündel durch die Stammrinde laufen, seien sie von einer Schicht dünnwandiger, verholzter Zellen umgeben, die in jeder Beziehung den Zellen der Achsen„scheide" glichen. Im Blatt sei das Parenchym des Mesophylls nicht scharf gegen das Leitbündelgewebe abgegrenzt. Strasburger (1891, S. 462) sagt: „Eine Endodermis ließ sich auch nach Behandlung mit Schwefelsäure nicht nachweisen, wohl aber erwiesen sich alsdann die primären Wände der das Bündel umgebenden, lückenlos verbundenen Elemente als verholzt". Erikson (1892, S. 35) findet einen all-

mählichen Übergang zwischen Grundgewebe und Leitbündel. Nach Campbell (1905, S. 498) läßt sich eine deutliche Endodermis nicht nachweisen. Linsbauer (1898, S. 1024) berichtet jedoch, gegen Russows oben zitierten Befund: „Bei Lyc. serratum . . . . fand ich jedoch auch in den freien Teilen der Blätter das Leitbündel immer von einer ein- bis zweischichtigen Scheide umschlossen, deren Zellen zwar weniger tangential gestreckt waren, aber sonst denselben Charakter aufwiesen wie im Stamme, indem sie lückenlos aneinanderschloßen und ihre zarten Membranen mit Phloroglucin und Salzsäure rot gefärbt wurden. Da namentlich Seiten- und Innenwände dieser Zellen mit Alkanna-Tinktur die Korkreaktion gaben, sowie gegenüber konzentrierter Schwefelsäure sich äußerst resistent erwiesen, glaube ich auch, in dieser Zelllage eine Gefäßbündelscheide erblicken zu sollen, wenn ich auch auf den Radialwänden kein kutinisiertes Band nachweisen konnte, da es möglicherweise nur auf Entwicklungsstadien, die mir fehlten, aufzufinden ist. Eine gleich situierte und ganz ähnlich gebaute Scheide konnte ich auch in den Blättern der übrigen Arten konstatieren." Auf Verkorkung prüfte Linsbauer in den einzelnen Fällen nicht.

Wie ich mich überzeugte, ist das Blattleitbündel, sowie es durch die „Scheide" in die Rinde der Achse übergetreten ist, bei L. Chamaecyparissus, annotinum und alpinum (clavatum-Gruppe) nicht von einer der der Achse gleichen „Scheide" umgeben, sondern von Zellen, die etwa eine Übergangsform zwischen den typischen „Scheiden"- und den Sklerenchymzellen bildeten. Jedenfalls hoben sie sich aber ab als dünnwandigere Zelllage, die das Leitbündel umgibt. L. clavatum und inundatum jedoch weisen eine der der Achse gleichende „Scheide" um das Blattbündel auf; nähert letzteres sich der Achsenperipherie bei seinem Austritt aus dieser, so zeigt diese Scheide ebenfalls die eben erwähnten Übergangsformen. Im Blatt selbst stößt bei diesen fünf Spezies das Leitbündel direkt an einen dasselbe umgebenden Ring von Sklerenchymelementen. Bei L. Selago (Fig. 54) und Hippuris (Fig. 53) (Selago-Gruppe) ist im Blatte gar kein Sklerenchym vorhanden; das Leitbündel wird umgeben von einer mehrschichtigen „Scheide", die in ihren Zellen der Gestalt und den Reaktionen nach völlig der der Achse gleicht. Die Zellen besitzen sehr dünne Membranen mit kleinen, schräg gestellten Tüpfeln, und ihre Gestalt gleicht im wesentlichen der benachbarter Parenchymzellen, die das Leitbündel außen begleiten. Die Verholzung der Zellwände ist gering, Phloroglucin rief einen mehr ins Gelbliche spielenden Farbton hervor, Chlorzinkjod färbte die mittleren Lamellen gelb, die aufgelagerten dünnen Folgelamellen der Scheidenzellwände bläulich; Methylenblau färbte die mittleren Lamellen am stärksten (L. Hippuris). Entsprechend Russows Angabe (1873, S. 131) fand ich die Tracheïden im Lycopodiumblatte kaum verholzt, ebenso die sklerenchymatischen Elemente.

V. Die Psilotaceen.

Im Gegensatz zu den Lycopodiaceen besitzen die Psilotaceen eine gut ausgebildete Primärendodermis mit einem sehr charakteristischen Casparyschen Streifen; ein Sekundär- und Tertiärzustand fehlt der Endodermis. Es ist demnach sehr fraglich, ob die Psilotaceen den Lycopodiaceen und Lepidodendren so nahe verwandt sind, wie man gewöhnlich annimmt; Engler (Syllabus 1904, S. 69) faßt sie mit den Lycopodiaceen zu den Lycopodiales eligulatae zusammen. Bekanntlich besitzen die Psilotaceen keine Wurzeln, sondern nur Rhizome, die in humosem Boden wachsen, oder epiphytisch, und die in oberirdische, reich verzweigte Achsen auswachsen können (Solms-Laubach 1884, S. 161). Interessant ist die Tatsache, daß die Rhizome eine Oberhaut besitzen, die einen Übergang zwischen einer Epidermis und einem Epiblem darstellt, da die Haare der mit Kutikula überzogenen Epidermiszellen an der Spitze frei von einer Kutikula sind.

Das Scheitelwachstum von Psilotum geschieht an den unterirdischen und oberirdischen Achsen durch eine Scheitelzelle (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 147, Solms-Laubach 1884, S. 148, bei letzterem genaue Literaturzusammenstellung, Ford 1904, S. 594 und 598); diese fehlt während der Verzweigung, die deshalb als keine dichotomische im strengen Sinne zu bezeichnen ist (Solms-Laubach 1884, S. 154, 158, 169). Eine genaue Verfolgung der von der Scheitelzelle abgegebenen Zellen und ihre Beziehungen zu den fertigen Geweben ist noch nicht gelungen. Durch rasches Anwachsen der Segmente wird ihre Gestalt und Lage geändert und dadurch werden ihre gegenseitigen Beziehungen undeutlich, so daß man selten mehr als drei Segmente um die Scheitelzelle wirklich erkennt. Die Epidermis wird erst ziemlich weit hinter der Spitze

angelegt. „In Bezug auf die Ausbildung der Rinde ließ sich ebenfalls kein Teilungsgesetz ermitteln. Ein Gegensatz zwischen äußerer und innerer Rinde ist nirgends wahrzunehmen, und nur soviel ist sicher, daß auch hier die Teilungen hauptsächlich in den inneren Partien vor sich gehen. — Die Grenze zwischen Rinde und Gefäßcylinder ist, wenn auch an manchen Stellen ziemlich deutlich, meist nicht mit Sicherheit zu bestimmen. Ebensowenig läßt sich die Ausscheidung des Cambiumcylinders aus den Segmenten nachweisen. Man beobachtet unter der Scheitelregion ein kleinzelliges Meristem, dessen Zellen in der mittleren Partie allmählich länger werden, sich zuspitzen und den Cambiumcylinder darstellen" (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 148). Im gleichen Sinne sprechen sich aus Solms-Laubach (1884, J. 148), Bower (1895, S. 541 für Tmesipteris), Campbell (1895 S. 482) und Ford (1904, S. 595 und 598).

Ich selbst konnte die Abstammung der Epidermis, die am leichtesten zu beobachten ist, verfolgen; wie Ford (1904, S. 596) sah ich die Epidermis durch eine perikline Wand hervorgehen aus der äußersten der drei Zellen, in die das Segment zerfällt; sonst bot ein Längsschnitt, abgesehen von der Scheitelzellenregion, ein ähnliches Bild wie eine Lycopodium-Achse: eine Rindengrenze war nicht scharf ausgeprägt. Dagegen schienen mir nach Querschnitten durch diese Region die Endodermzellen nur mit Rindenzellen gemeinsame Mutterzellen zu haben.

Zur eigenen Untersuchung stand mir lebendes Material von Psilotum triquetrum zur Verfügung; Herbarmaterial von P. flaccidum und Tmesipteris Forsteri wurde zum Vergleich benutzt.

Die Oberfläche des Rhizoms ist dicht mit braunen Rhizoiden besetzt; an den freien Stellen ist die Oberfläche glänzend (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 151). Die Außenwände der Epidermiszellen der oberirdischen Achse sind sehr stark verdickt und bis auf die innerste Schicht kutikularisiert; der verdickte Teil ist deutlich geschichtet und gestreift (Russow 1873, S. 132, Ford 1904, S. 592). Die unterirdischen Epidermiszellen sind nach meinen Beobachtungen dünnwandig, etwa kubisch oder ein wenig langgestreckt in der Richtung der Achse und zeigen einen großen, an Plasmafäden aufgehängten, deutlich hervortretenden Kern; die Zellwände bestehen aus Kohlehydratlamellen. Die Kutikula dieser Epidermiszellen ist dünn, widersteht aber einer 3tägigen Maceration mit Eau de Javelle; mit Sudan färbt sie sich rot, mit Chlorzinkjod gelblich. Die Rhizoide entstehen durch Auswachsen einer etwa kreisförmigen Stelle der Epidermiszelle und erhalten später dort eine Scheidewand gegen die Epidermiszelle. Sie werden, so lange sie nicht länger als das Dreifache ihres Durchmessers sind, von der Kutikula bedeckt; dann brechen sie an der Spitze durch, so daß man an einem älteren Haar die Kutikula die Basis umkleiden und an einer bestimmten Stelle dünner werden und verschwinden sieht (Fig. 58). Offenbar besitzt das Haar an seiner Spitze eine Zone stärksten Wachstums, wie das in ähnlichen Fällen festgestellt wurde von Haberlandt (1904, S. 197), Reinhardt (1892, S. 479) und Sokolowa (1897, S. 169). Die Rhizoide werden etwa 0,8—1,4 mm lang und zeigen in ihrer Wandung sonst denselben Bau wie die Epidermiszellen. Auch bei Tmesipteris bestehen die Rhizoide entweder aus einer Zelle oder aus zwei, einer kurzen basalen und einer längeren Zelle (Jennings and Hall 1898, S. 3); nach Dangeard (1888, S. 288) sind sie einzellig. In der Rinde fehlen hypodermatische Schichten bei Psilotum und Tmesipteris (Jennings and Hall 1898, S. 3, 4); die Rinde besteht aus parenchymatischen, getüpfelten, stärkeführenden (Ford 1898, S. 593 und 597) Zellen, bei Tmesipteris aus Kollenchym (Dangeard 1888, S. 288). Die oberirdische Achse von Psilotum besitzt einen peripheren, von der Epidermis durch zwei Parenchymschichten getrennten Sklerenchymring. In der Nähe der Endodermis der unterirdischen Achse besitzen die meisten Zellen einer ringförmigen mehrschichtigen Parenchympartie eigenartige braune Verdickungen (Russow 1873, S. 131), deren Färbung durch einen dem der Farne gleichenden Farbstoff hervorgerufen zu sein scheint, da er gegen Säuren, kochende Kalilauge und Chloralhydrat widerstandsfähig, in Eau de Javelle löslich ist; die Grundsubstanz erscheint dann gequollen, geschichtet und färbt sich mit Chlorzinkjod blau (vergl. auch Ford 1904, S. 597). Auch die dünnen Zellwände des ganzen Rindenparenchyms sind ebenso braun gefärbt. Die Rinde beherbergt endophytische Pilze. Letztere sind auch bei Tmesipteris zu finden; diese Spezies soll in den Verdickungen der auch hier vorhandenen braunen Zellen einen reichlichen Prozentsatz Eisen enthalten (Jennings and Hall 1891, S. 5). Nach Dangeard (1891, S. 163ff.) wären die braunen Verdickungen verschleimt, was sich, wie gesagt, nicht bestätigt. Die Rotfärbung, die

sich in den Rindenzellwänden durch Phloroglucin hervorrufen ließ, deutete auf deren Verholzung; nach Russow sind sie unverholzt (1873, S. 132).

„Das Grundgewebe grenzt sich durch eine sehr ausgeprägte Schutzscheide ab, welche aus weitlichtigen Zellen zusammengesetzt ist, die in Form und Größe von den angrenzenden Parenchymzellen nicht abweichen, deren radiale Wände aber fast in ihrer ganzen Ausdehnung verkorkt und stark gewellt sind" (Russow 1873, S. 131 für Psilotum). Bei Tmesipteris scheint Russow (1873, S. 132) eine Schutzscheide vorhanden zu sein, doch trete sie nicht deutlich hervor. Auch Bertrand (1881, S. 232) findet dasselbe; ebenso Jennings and Hall (1891, S. 5): es sei keine einschichtige Lage besonders ausgebildeter Zellen um das Leitbündel und kein Casparyscher Streifen ausgebildet. Ford (1904, S. 593 und 597) erkennt deutlich die Endodermis, wenn nach entsprechender Behandlung oder Färbung die „Verdickungen" der radialen Wände hervortreten; sie griffen oft auf die Tangentialwände über.

Die Psilotaceen bildeten für meine Untersuchungen ein vortreffliches Material zum Studium der feineren Struktur des Casparyschen Streifens; ober- und unterirdische Achse von Psilotum triquetrum, unterirdische Achse von P. flaccidum und Tmesipteris Forsteri verhielten sich im wesentlichen ganz gleich.

Wie schon erwähnt, gleichen die Endodermzellen in ihrer Gestalt ganz den benachbarten Rindenzellen und bilden keine gleichmäßige Schicht. Der Casparysche Streifen tritt bald nach dem Sichtbarwerden der Siebröhren des radialen Leitbündels zuerst diesen gegenüber auf; 60—80 μ weiter basalwärts sind alle Endodermzellen mit dem Streifen versehen, während zugleich die erste Tracheïde sich ausbildet. Die Lage des Casparyschen Streifens ist ähnlich der bei Farnen (Rumpf 1904, S. 19) und Selaginella (S. 28) beobachteten; er geht häufig in die Zwickel und in benachbarte Wände über, liegt überhaupt häufig unregelmäßig (Fig. 59); normalerweise nimmt er den größten Teil der Endodermisradialwand ein (Fig. 56). Der Umriß des Streifens ist in der Aufsicht etwas wellig ausgezackt. Man kann Tüpfel auf ihm leicht feststellen, die klein und rund sind und unregelmäßig zerstreut liegen (Fig. 55). Der Streifen ist wenig oder gar nicht gewellt, wellt sich aber in Schwefelsäure. Eine halbstündige Vorbehandlung mit Eau de Javelle entfernte den braunen Farbstoff, mit dem die Rindenzellen imprägniert sind; dann tritt der Casparysche Streifen dunkelbraun zwischen den hochgelben Wänden hervor. Der Casparysche Streifen scheint bei diesen Spezies leichter angreifbar zu sein wie der der höheren Pflanzen; sein Verhalten gegenüber den Reagentien Phloroglucin, Methylenblau, Fuchsin, Ruthenrot (keine Färbung), Chlorzinkjod war das normale; doch schien er nach einer dreitägigen Behandlung mit Eau de Javelle in Chlorzinkjod schon etwas bläulich zu schimmern. Einen lehrreichen Einblick in die Struktur des Streifens bekommt man, wenn man die Schnitte nach einer Vorbehandlung in Eau de Javelle 24 Stunden in 10% Schwefelsäure quellen läßt und dann in Ammoniak überträgt und darin beobachtet (Fig. 57). An richtig vertikal liegenden Zellwänden sieht man zunächst, daß der Streifen natürlich nicht eine „Verdickung" (Ford 1904, S. 593) ist, sondern, wie überall, eine Substanzänderung der in der Dicke unveränderten Zellwand. Vorher, ohne Quellung, erscheint der Casparysche Streifen einheitlich; jetzt sieht man die Mittellamelle in ihm, sowie den Zellwänden überhaupt hervortreten. In der Region des Streifens selbst ist sie vorhanden und glänzt hellgelb; sonst scheint sie gelöst, einen leeren Raum zwischen den anderen Lamellen der Primärmembran lassend und vielleicht nur noch vorhanden in bogenartigen Resten, die die nun hohlen Zwickel unmittelbar begrenzen und die wahrscheinlich gequollene Anteile der sonst gelösten Mittellamelle sind. (In Fig. 57 schraffiert.) Die auf die Mittellamelle aufgelagerten Anteile der aus einer Kohlehydratlamelle bestehenden Primärmembran waren farblos, nur in der Region des Streifens bräunlich und matter glänzend. (In der Zeichnung punktiert.) Der Streifen stellt sich also dar als eine Strecke der Zellwand, die aus einer in der Mitte hellgelben (Mittellamelle) und beiderseits aus je einer braunen Partie gebildet wird (Folge-Lamellen). Ließ ich diese so behandelten Schnitte außerdem in Schulzes Gemisch aufkochen, so sah ich dann die Zellwand im Casparyschen Streifen mitten durchgespalten, das heißt also, die oben hellgelb gefundene Mittellamelle im Casparyschen Streifen hatte sich nun auch gelöst, so daß die Zellen leicht auseinanderrücken konnten. Die Untersuchung auf Plasmaverbindungen ergab folgendes: die mit Osmiumsäure fixierten Schnitte zeigten nach Färbung auf die gewöhnliche Weise sehr schöne Plasmaverbindungen; meist wurden indessen an den mit Eau de Javelle vorbehandelten Schnitten nur die Kanäle gefärbt, da diese Vorbehandlung die Bildung störender Niederschläge

verhinderte und klarere Bilder gab. Im Rindenparenchym waren die Plasmaverbindungen sehr reichlich vorhanden, deren Querschnitts- und Aufsichtsbilder genau beobachtet wurden. Ihre Lagerung war zerstreut, eine Beziehung zu den Tüpfeln nicht feststellbar. In den Endodermzellen waren sie überall vorhanden, auch an den Wänden, die den Casparyschen Streifen tragen (Fig. 56). Am Casparyschen Streifen selbst wurden sie nur in der Aufsicht gesehen und durch den Vergleich mit anderen Aufsichtsbildern erkannt; der Streifen färbte sich trotz verschiedenartiger Abänderung der Methode immer zu stark mit, um Querschnittsbilder mit Plasmaverbindungen zu erhalten. So konnte also der Beweis für das Vorhandensein von Plasmaverbindungen im Casparyschen Streifen nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit geliefert werden. Interessant ist es, daß sogar nach Anwendung der Schulzeschen Maceration die Kanäle der Plasmaverbindungen noch vereinzelt sich färben und beobachten ließen.

VI. Die Isoëtaceen.

Die Wurzeln von Isoëtes besitzen ein normales, in haarlose und haarerzeugende Zellen differenziertes Epiblem. Eine Hypodermis fehlt. Die Endodermis der Wurzel ist stets eine normale Primärendodermis. Die Achse konnte im Jugendzustande nicht auf die Endodermis untersucht werden; sekundär verdickte Achsen enthalten keine Endodermzellen.

Die Blätter sind dadurch interessant, daß sie um die wasserführenden Lakunen der Leitbündel oft eine Endodermis ausbilden. Auf die mutmaßliche Bedeutung dieser Erscheinung ist vorn (S. 7) schon aufmerksam gemacht worden. Auch an der Basis der Ligula liegt eine Primärendodermis.

Die Achse von Isoëtes ist ein kurzes, knollenartiges Gebilde, das ein sekundäres Dickenwachstum besitzt, welches von einem Cambiumringe ausgeht. Eine durch eine Endodermis oder sonstwie kenntliche Rindengrenze in der jungen, noch nicht in sekundäres Wachstum eingetretenen Achse ist in der Literatur nicht erwähnt; Scott and Hill (1900, S. 430) scheint „der Versuch, ein Pericykel abzugrenzen, ganz aussichtslos zu sein" (siehe auch ebenda S. 421). Nur van Tieghem und Douliot (1888, S. 558) erklären, daß das „Pericykel" es sei, aus dem das Cambium für den sekundären Zuwachs hervorgehe (vergl. auch Farmer 1890, S. 40). Die für diese Untersuchungen wichtige Frage, ob die junge Achse von Isoëtes eine Endodermis besitzt, konnte ich aus Mangel an geeignetem Material nicht bearbeiten; in der älteren Achse ist von einer Endodermis nirgends etwas zu bemerken. Von der Entstehung der Nebenwurzeln scheint festzustehen, daß sie aus der Rinde dicht außerhalb des Cambiums endogen hervorgehen (Bruchmann 1874 S. 558 u. 561, Scott and Hill 1900, S. 430); van Tieghem und Douliot (1888, S. 558) finden jedoch, daß das „Pericykel" vor der Erzeugung des sekundären Gewebes die Nebenwurzeln erzeugt: Isoëtes sei eine pericyclorhize Pflanze. —

Das Scheitelwachstum der Wurzel schrieben Hofmeister (1852, S. 136) und Naegeli und Leitgeb (1868, S. 135) einer Scheitelzelle, Kienitz-Gerloff (1881, S. 793) einem indifferenten Meristem zu. Bruchmann (1874, S. 555) sieht das Epiblem aus einer für Epiblem und Wurzelhaube gemeinsamen Initialgruppe (Kalyptro-Dermatogen) hervorgehen; darunter liegen zwei Schichten peripheren Meristems, während das centrale Meristem mit einer Scheitelzelle (vergl. Naegeli und Leitgeb 1868, S. 134) wächst. Van Tieghem und Douliot (1888, S. 559 u. 560) finden das Wachstum der Rinde und das des Centralcylinders von je einer Initialzelle ausgehend. Farmer fand zwar im Wurzelscheitel zwischen innerer Rinde und dem übrigen peripheren Scheitelmeristem eine Grenze, während die äußere Schicht peripheren Meristems aber meist nicht deutlich von den Initialgruppen unterscheidbar war, die Epiblem und Wurzelhaube erzeugten (1890, S. 51); das centrale Meristem wächst durch eine Initiale (S. 52). Campbell wiederum (1890, S. 248) gibt in der Hauptwurzel mehrere Initialen für den centralen Meristemkegel an, darüber „eine einzige Zellschicht, die die Initialgruppe für alle anderen Gewebe ist, und diese Anordnung, wenn eingetreten, bleibt, so lange die Wurzel wächst ..... Am Wurzelscheitel ist Dermatogen und Periblem nicht zu unterscheiden, sondern diese trennen sich erst hinter dem Scheitel." Die dem centralen Meristem angrenzende Schicht bildet sich zur Endodermis aus (Bruchmann 1874, S. 565).

Die Nachuntersuchung, die ich an Mikrotomschnitten von Isoëtes lacustris machte, konnte ich nur an den dazu weniger geeigneten (Bruchmann 1874, S. 557) längeren Wurzeln vornehmen. Große Schwierigkeit machte die bis in die Spitze reichende Excentricität des Leitbündels, die zwar durch die Schoutesche Methode (s. S. 9) überwunden werden konnte, nicht aber eine noch dazukommende geringe Abweichung der Wurzelachse von der geraden Linie. Nach meinen Befunden ist Bruchmanns und Farmers Darstellung die richtige; eine Abgrenzung der meristematischen äußeren Rinde (Fig. 66) gegen das außen liegende Meristem des Epiblems und der Wurzelhaube ist nicht gut durchzuführen; das Epiblem wird erst in einiger Entfernung von der Wurzelspitze gut erkennbar. Zwischen dem Meristem der inneren Rinde und dem der davon außen liegenden Partien bleibt eine Grenze deutlich erkennbar. Aus der Untersuchung von Längsschnitten schien es hervorzugehen, daß die Endodermis mit Zellen der inneren Rinde gemeinsamen Ursprung hat (in Fig. 66 aus Zelle g); dasselbe deuten aufeinanderfolgende Querschnitte an, an denen man die Endodermzellen oft als innerste Zellen einer radialen Reihe von Rindenzellen sieht (vergl. Scott and Hill, 1900, S. 438). Ein in einer Initialzelle gipfelnder centraler Meristemkegel ist gut unterscheidbar.

Die Verzweigung der Isoëteswurzel erfolgt dichotomisch (Naegeli und Leitgeb 1868, S. 131, van Tieghem 1871, S. 99, Bruchmann 1874, S. 562, Farmer 1890, S. 53) derart, daß die Initiale des centralen Meristems sich längsteilt, während die unmittelbar darüberliegenden Zellen sich passiv verhalten.

Das fertige Epiblem der Isoëteswurzel ist einschichtig; die Form der Zellen ist isodiametrisch bis tangential gestreckt, mit vorgewölbter Außenwand. Die Breite betrug bei I. echinospora 20—40 μ, die Tiefe 10—20 μ, die Länge das 4—6fache der Breite, die Membrandicke 0,5 μ; die anderen Spezies, die ich untersuchte, I. lacustris, Malinverniana, Engelmanni, Durieui und Hystrix, weichen davon nicht merklich ab, ebenso wie in Bezug auf die anderen hier besprochenen Verhältnisse. Die Naturfarbe des Epiblems ist bräunlich; gegen Chromsäure ist es ziemlich widerstandsfähig, nach Behandlung mit Eau de Javelle färbt es sich blau durch Chlorzinkjod. In Ammoniak wird nach vorausgegangener Quellung mit 10 % Schwefelsäure keine weitere Differenzierung der Zellwand sichtbar. Eine Kutikula ist nicht vorhanden. Die Epiblemzellen bleiben nur bis etwa 1 cm hinter der Spitze lebend. Die Wurzelhaare sind nicht gebräunt, gleichen aber sonst in ihrer Struktur der der Epiblemaußenwand; sie werden durch besondere Mutterzellen, die durch ihren dunkleren Inhalt hervortreten, gebildet, doch wachsen nicht alle dieser Zellen zu Haaren aus (Bruchmann 1874, S. 566). Diese Zellen sind meist quadratisch oder werden höchstens zweimal so lang als breit. Manche Wurzeln von I. echinospora besitzen keine, manche viele Wurzelhaare; I. Hystrix besitzt viele (Scott and Hill 1900, S. 438). Diese Art, Wurzelhaare zu bilden, ist der von Lycopodium, speziell L. inundatum gleich.

Das Rindengewebe der Isoëteswurzel besitzt keine Hypodermis; es besteht aus langen Parenchymzellen. In seiner Anordnung zeigt es einige Ähnlichkeit mit der in der Wurzel der Lycopodium-Selago-Gruppe anzutreffenden durch Ausbildung einer Lakune. Die eingehendste Beschreibung dieser Lakune findet sich bei Naegeli und Leitgeb (1868, S. 132 ff.). Die äußere Rinde besteht darnach aus 2—5 Schichten großlumiger, dünnwandiger, radial angeordneter Zellen. Die innere Rinde ist ungleichseitig entwickelt, so daß das Leitbündel excentrisch liegt, wie ich schon bei der Wurzelspitze bemerkte. „Schon sehr frühe bilden sich an der Grenze der inneren und äußeren Rinde Intercellulargänge aus, die bald auch zwischen den übrigen Schichten der inneren Rinde sichtbar werden. Wir finden sie übrigens früher in der stärkeren Hälfte, wo sie auch viel rascher an Größe zunehmen. . . . . Mit der Zeit vereinigen sich die radial hinter einander gelegenen Gänge, und auch in tangentialer Richtung treten sie miteinander in Verbindung, indem auf der stärkeren Seite die innere Rinde sich gänzlich von der äußeren ablöst. . . . . In der stärkeren Hälfte zerreißen nun die Zellen der inneren Rinde mit Ausnahme der an den Gefäßcylinder anstoßenden, und es bildet sich so eine einzige große, von der äußeren Rinde umschlossene Luftlücke, in welcher der Gefäßcylinder wandständig ist, indem er durch die schwächere Hälfte der inneren Rinde an die äußere Rinde befestigt wird. . . . . Bei dünnen Wurzeln, wo die innere Rinde in der schwächeren Hälfte nur aus einer Zellschicht besteht, bleiben ihre Zellen auch in älteren Stadien fortwährend unter sich zusammenhängend, und wir finden hier bloß zwischen der inneren und äußeren Rinde die früher erwähnten Intercellularräume*).

*) Vergl. die dünnen Wurzeln von L. Selago, S. 39.

Bei stärkeren Wurzeln jedoch, wo die innere Rinde auch in der schwächeren Hälfte mehrschichtig ist, werden die radialen Zellreihen daselbst von einander getrennt, und es ist dann der Gefäßcylinder durch die radial gestellten Scheidewände an der äußeren Rinde befestigt. Auch in diesen Scheidewänden treten, indem die Zellen stellenweise auseinanderweichen, die benachbarten Luftgänge unter sich in Verbindung." Diese Trennung sah ich etwa 1 mm hinter der Wurzelspitze eintreten; bei I. Durieui und Hystrix, die amphibisch leben, war die Lakune kleiner. In der Außenrinde war zur Zeit der Trennung reichlich Stärke vorhanden; die Zellen besitzen wenige Tüpfel und lassen kleine, dreieckige Intercellularen zwischen sich. Sie bleiben nur während einiger cm lebend, dann bräunen sie sich und sterben ab. Die Zellen des zwischen äußerer Rinde und Leitbündel liegenden Gewebes sind untereinander nur durch kurze Röhrchen verbunden (Copulationsparenchym). Eine Kutikula ist in dem großen Intercellularraum nicht vorhanden.

Die Endodermis folgt als erste, lückenlos schließende Schicht auf die locker parenchymatische Innenrinde. Bruchmann (1874, S. 565) und Scott and Hill (1900, S. 438) erwähnen die Endodermis kurz, ersterer erkennt den Casparyschen Streifen. Meine Beobachtungen zeigten mir, daß die runden, mit geraden Querwänden versehenen Endodermzellen (Fig. 60) kürzer als die Rindenzellen sind, einen Durchmesser von 10—15 μ haben und sehr dünne (0,3 μ) Lamellen besitzen. Die Anlage des Casparyschen Streifens geschieht in kurzer (0,5—1 mm) Entfernung vom Wurzelscheitel, wenn die Rindentrennung beginnt. Er trat den Siebröhren gegenüber zuerst auf; der Schluß erfolgt hier mit einiger Regelmäßigkeit, von dem zuerst angelegten Streifen nach rechts und links fortschreitend; diese Zone war, wie gewöhnlich, sehr kurz, 140 μ lang. Der Streifen zeigte das normale Verhalten gegen Reagentien, gegen Chromsäure, Schwefelsäure, Chlorzinkjod, Sudan, Phloroglucin; letzteres, sowie Methylenblaufärbung liessen erkennen, daß der Streifen die einzige „verholzte" Partie der Wurzel ist; nach Linsbauer (1899, S. 320) kommen in der Isoëteswurzel überhaupt keine verholzten Partien vor. Der Streifen ist schmal, 1,5—2,5 μ breit, dem inneren Ende der Radialwand genähert. Die Endodermis bleibt im Primärzustande. Plasmaverbindungen konnten nicht sichtbar gemacht werden. „Das Pericykel ist unvollständig auf der Seite, die der Mitte des Phloëms gegenüberliegt." (Scott and Hill 1900, S. 438).

Zum Vergleich und als weiteres Material für das chemische Verhalten des Casparyschen Streifens will ich noch einige, die Anatomie des Isoëtesblattes betreffende Bemerkungen machen. Das Blatt von Isoëtes ist von vier Luftgängen durchzogen, so daß ein Querschnitt einem Rad mit vier übers Kreuz gestellten Speichen gleicht, in dessen Mitte das Leitbündel liegt; die Luftgänge sind von Zeit zu Zeit von kompliziert gebauten Diaphragmen durchsetzt. Bei Isoëtes lacustris liegt in der Mitte des Leitbündels eine Lakune, die, wie ähnliche anderer Spezies, durch Desorganisation einer Tracheïde entstanden ist (Janczewski 1882 und Kruch 1890, S. 61, 70, Schenk 1886, S. 15), und in der man eine feine Kutikula beobachtet, die von Kruch als verkorkt bezeichnet wird (Kruch 1890, S. 66 u. 67), da sie gegen Eau de Javelle widerstandsfähig sei und in Kalilauge sich gelb färbe, beim Erwärmen intensiver. (Auf Grund dieser Reaktionen, sowie der Bräunung in Schwefelsäure und der Unlöslichkeit in Chromsäure hält er auch die Tracheïden für verkorkt, da die Prüfung auf Verholzung mit Anilinsulfat und Phloroglucin keine Färbung gebe; dazu vergl. Linsbauer 1899, S. 320). Nach den Reaktionen, die ich anstellte, besteht diese „Kutikula" aus einer weder verkorkten noch verholzten Kohlehydratlamelle (Fig. 63 k). Die Zellen, die die Lakune umgrenzen, besitzen einen Casparyschen Streifen, wie Russow feststellte (bei J. Engelmanni 1873 S. 140 Anm.), der gewellt und gegen Schwefelsäure resistent ist; ihn fanden auch Janczewski (1882), Strasburger (1891, S. 463) und Scott and Hill (1900, S. 432), während Kruch (1890, S. 61) ihn nicht entdecken konnte; nach Strasburger (1891, S. 464) wechselt anscheinend sein Auftreten je nach den Verhältnissen.

Was das chemische Verhalten anbetrifft, so war nach den Reaktionen, die ich anstellte, der Streifen abweichend gebaut von dem der Wurzel derselben und somit auch angiospermer Pflanzen (vergl. Fig. 63). Er nimmt fast die ganze Breite der Radialwand ein; die Tangentialinnenwand dieser Endodermzellen war verdickt. Der Streifen tritt nicht hervor durch Färbung in Phloroglucin, Chlorzinkjod, Ruthenrot; die Färbung mit Methylenblau, das ihn sonst am bequemsten und auffälligsten färbt, war hier schwach. In Chromsäure tritt er anfangs braun hervor, verschwindet aber dann und löst sich ebenso schnell wie die übrigen Zellwände. Chloraljod nur gab eine brauchbare, braune Färbung; Strasburger (1891, S. 463)

sah ihn mit Schwefelsäure hervortreten. Anscheinend ist die charakteristische Veränderung der Membranpartie des Streifens hier in geringerem Maße geschehen als sonst. Weitere Veränderung der Zellen, z. B. Verkorkung war nicht zu bemerken. Was die Verteilung der Streifen anbetrifft, so war bei I. lacustris der Intercellulargang von einem Ring Endodermzellen umgeben; mitunter beobachtete ich Fälle wie den in Fig. 61 abgebildeten. An zwei der Endodermzellen stießen unmittelbar je eine Tracheïde; die Endodermzellen waren sechseckig und trugen hier auf 4 ihrer Wände den Streifen, von den anderen zwei Wänden stieß die eine an die Lakune, die andere an die Tracheïde; ferner waren noch vier andere an diese Endodermzellen anstoßende Wände von benachbarten Endodermzellen mit dem Streifen versehen. Noch komplizierter lag ein Fall, den ich bei der mit drei Intercellularen versehenen I. echinospora beobachtete; hier lagen die drei Intercellularen und zwei Tracheïden einander nahe und hatten manche Endodermzellen gemeinsam, so daß 11 Endodermzellen je 3, 4 oder 5 Wände mit Casparyschen Streifen besaßen (Fig. 62). I. Malinverniana besitzt auch drei von Endodermzellen umgebene Intercellularen; hier war der Streifen schmäler als bei den vorhergehenden Spezies; an der äußeren Grenze des Leitbündels waren hier rechts und links je zwei weitere, nicht von Endodermzellen umgebene Intercellulargänge vorhanden.

Nur andeutungsweise oder gar nicht ist der Caspary'sche Streifen um die Intercellulargänge von I. Engelmanni und Durieui zu beobachten, ohne Färbung wie auch mit Methylenblau, Phloroglucin, Chloraljod, Chlorzinkjod; auch Chromsäure ließ nichts hervortreten, sondern löste alle Wände gleichmäßig schnell. I. Hystrix zeigt auch nicht einmal eine Andeutung des Casparyschen Streifens. Strasburger (1891, S. 464) berichtet, daß bei I. Malinverniana das Radialband „kutinisiert" sei; „bei den terrestren Isoëtes Durieui und Hystrix zeigten sich außerdem die ganzen Wände der Endodermis und zum Teil auch die Wände innerhalb der Gefäßteile kutinisiert, beziehungsweise verholzt"; aus den Ergebnissen, die die von mir angestellten Reaktionen gaben, halte ich höchstens den Schluß auf eine in geringem Maße eingetretene Verholzung der Streifen für berechtigt. Strasburger erklärte diese Erscheinung folgendermaßen (1891, S. 463): „Eine typische Endodermis tritt uns hier somit im Inneren eines Gefäßbündels entgegen als instruktiver Beleg für unsere frühere Behauptung, daß die Ausbildung kutinisierter Radialbänder zum Zwecke eines luftdichten Abschlusses nicht an morphologisch bestimmte Gewebe gebunden ist. Ich stellte fest, daß diese inneren Intercellulargänge des Gefäßbündels im Isoëtesblatte Wasser führen. Ihnen dürfte ganz vorwiegend die Wasserleitung zufallen. Und so war es wohl vorteilhafter, hier nur diesen Kanal, nicht das ganze Gefäßbündel mit einer Endodermis zu umgeben."

Noch eine andere Stelle des Isoëtesblattes hat Endodermzellen ausgebildet. Bruchmann schreibt hierüber (1874, S. 572): „Es sei hier endlich noch die am Insertionspunkte der Ligula entwickelte, eigentümliche „Ligularscheide" hervorgehoben. Wir finden nämlich an den zur Ligularbasis senkrechtstehenden Zellwänden der dieselbe umgebenden äußeren Zellreihe des Blattes ganz dieselbe Umbildung, wie in der Pleromscheide der Wurzel dieser Pflanzen. An senkrechten . . . . wie an quer geführten Schnitten macht sich die bikonvexe Verdickung an den radialen Wänden dieser Zellschicht kenntlich. Seitwärts, und bei älteren Blättern auch von unten, wird die Ligularscheide oft von den verholzten Zellen des Blattgewebes unmittelbar begrenzt."

Mikrotomschnitte durch den unteren Teil des Blattes zeigten mir, daß die Basis der Ligula, die in das Blatt eingesenkt ist, das Glossopodium, durch eine normale Primärendodermis gegen das benachbarte Blattgewebe abgegrenzt ist. Diese Endodermis setzt sich, wie schon Wilson Smith (Bot. Gaz. 1900, S. 225 u. 323) angibt, an die benachbarte Epidermis an, also ebenso wie bei Selaginella beschrieben wurde. Das benachbarte Blattgewebe führt bekanntlich kurze Tracheïden in der Nähe des Glossopodiums; sie sind vielfach, wie die anderen an die Ligularendodermis anstoßenden Zellen nach dieser hingewendet, ebenso wie bei Selaginella. Das Gewebe der Ligula weist nach deren Spitze zu (I. lacustris) immer größere Intercellularen und stärker verzweigte Zellen auf; die Zellen schließen nicht lückenlos, wie von Sadebeck (Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1902, I, 4, S. 763) angegeben. Im Alter ist die Spitzenregion tot (Wilson Smith, 1900, S. 233).

Ebenso wie das Blatt fand ich die Ligula von einer deutlichen Kutikula bedeckt, die aber, wie bei Selaginella, kurz vor der Spitze aufhörte. Besonders deutlich ließ sich dieses Verhalten bei I. echinospora

und I. Engelmanni beobachten, bei denen die papillenartig verlängerten Randzellen keine Kutikula aufwiesen. Wenn die Zellen der Ligula mit dem Alter abgestorben waren, zeigte sich die Kutikula vielfach abgehoben, wohl infolge der Präparation; jedenfalls haftet sie nicht sehr fest auf den Zellen, die sie erzeugten. Da Farmer (1890, S. 44) in den Randzellen der Ligula eine schleimartige Substanz vermutete, untersuchte ich die junge und alte Ligula von I. echinospora und Engelmanni in Methylenblau-Glycerin, konnte aber in keinem Falle eine durch Schleim hervorgerufene Färbung finden. Auf der Oberfläche der Ligula ließen sich allerdings schleimartige Substanzen finden, die aber von Algen- und Bakterienkolonien herrührten. Auffällig waren vorzüglich in den Zellen des häutigen Randes der Ligula auftretende unregelmäßige Wandverdickungen, die wohl aus aufgelagerten Kohlehydratlamellen bestanden und mechanische Bedeutung haben mögen; sie färbten sich kaum mit Methylenblau, Jodjodkalium und Chlorzinkjod, quollen nicht in Wasser, lösten sich aber sofort in Chromsäure. Die bereits abgestorbenen Zellen einer älteren Ligula zeigten merkwürdigerweise diese Verdickungen nicht.

Farmer (1890, S. 44) hält die Ligula von Isoëtes wegen des von ihm vermuteten Schleimgehaltes für ein gegen die Trockenheit mitwirkendes Schutzmittel; wir haben aber gesehen, daß die Ligula hier, wie bei Selaginella, Eigenschaften zeigt, auf Grund deren man sie als Aufnahmeorgan ansehen kann (Freibleiben der Spitze von der Kutikula, Endodermis an der Basis, Hinneigen der Wasserbahnen gegen letztere).

Die Bewertung der Ligula der Isoëtaceen und Selaginellaceen für die Systematik ist verschieden. Eine Zusammenstellung der älteren Meinungen gibt Vines (Ann. of Bot. 1888, S. 117); Engler (Syllabus 1904) teilt noch in Lycopodiales ligulatae und eligulatae ein, während Vines (1888,)Farmer (1890) und Campbell (1890) der Ligula keine Bedeutung für die Systematik beigelegt wissen wollen; sie erklären sie für ein untergeordnetes Merkmal.

Literaturverzeichnis.

Andrews, W. M., Apical growth of the roots in Marsilia quadrifolia and Equisetum arvense. Botanical Gazette 15, 1890, S. 174.

Baker, Fern-Allies, London, 1887.

de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, Leipzig 1877.

Behrens, Über die Regeneration bei den Selaginellen, Flora, Ergzsbd. 84, 1897, S. 159.

Bertrand, Recherches sur les Tmésipterides, Archives bot. du Nord de la France, Paris 1882; die Arbeit war mir nicht zugänglich.

Boodle, J. A., On the structure of the stem in two species of Lycopodium, Annals of Botany 14, S. 315.

Bower, Studies in the Morphology of Spore-producing Members, Phil. Trans. of the Roy. Soc. of London, 185, 1894 S. 473.

Braun, A., Beitr. z. Kenntnis der Gattung Selaginella, Monatsber. d. kgl. Acad. d. Wissensch. Berlin 1865.

Bruchmann, H. 1. Über Anlage und Wachstum der Wurzeln von Isoëtes und Lycopodium, Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Jena 1874, Bd. 8.

— 2. Untersuchungen über Selaginella spinulosa, Gotha, Perthes, 1897.

— 3. Über Prothallien und Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodien, Gotha, Perthes, 1898.

— 4. Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraußiana, Flora, 95, Ergzgsbd. 1905, S. 150

Campbell, 1. The development of Pilularia globulifera, Ann. of Botany, 2, 1888, S. 233.

— 2. Contributions to the Life-History of Isoëtes, Ann. of Botany, 5, 1891, S. 231.

— 3. On the development of Azolla filiculoides, Ann. of Botany, 7, 1893, S. 155.

— 4. Mosses and Ferns, New-York, London, 1895 und 1905.

Chauveaud, G., 1. De la formation du péricycle de la racine dans les Fougères, Bull. Mus. d'Hist. nat. Paris, S. 277, als Referat in Justs Jahresbericht 1901, 2, S. 751.

— 2. Sur la structure de la racine d'Azolla, ebenda, S. 366, ebenso im Referat S. 752.

— 3. Observations sur la racine des Cryptogames vasculaires, Comptes rendus, Paris, 133, 1901, S. 54.

Cramer, Über Lycopodium Selago, Pflanzenphysiologische Untersuchungen von Naegeli und Cramer Bd. III, S. 10. 1855, Zürich.

Dangeard, La rhizome de Tmesipteris, Comptes rendus 1888, No. 107.

David und Weber, Études sur les Lycopodiacées en général et en particulier sur le Lycopodium clavatum, Soc. Syndic. d. Pharmac. de la côte d'Or. Bull. No. 15, als Referat in Justs Jahresber. 1896, I, S. 433.

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien I, 4, 1902.

Farmer, J. B., On Isoëtes lacustris, Ann. of Bot., V, 1890, S. 37.

Flahault, Recherches sur l'acroissement terminal de la racine chez les phanérogames, Ann. des scienc. nat., Bot., 6. sér. T. 6, 1878, S. 1.

Ford, The anatomy of Psilotum triquetrum, Ann. of Bot. 1904, S. 589.

Frank-Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen, Untersuchg. a. d. botan. Institut z. Tübingen, 1. Bd. Leipzig, 1881—1885.

Gardiner, The continuity of the protoplasm in plant tissue, Nature 1885, Febr. 26.

Gibson, Contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus Selaginella, Ann. of Botany 8, 1894, The stem, S. 133; The root, Ann. of Botany 1902, S. 449, The ligula, Ann. of Botany 1896, S. 77—88.

Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen, Flora 1905.

Hanstein, Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia, Pringsh. Jahrb. IV, 1866, S. 197.

Hegelmeier, 1. Zur Morphologie der Gattung Lycopodium, Botan. Zeitg. 1872, S. 773 ff.

— 2. Zur Kenntnis einiger Lycopodinen, Bot. Zeitg. 1874, S. 481 ff.

Hofmeister, Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen, Abhandl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1852.

de Janczewsky, 1. Recherches sur l'acroissement terminal des racines, Annal. d. scienc. natur. 5. sér. T. 20, 1874, S. 162.

— 2. Études comparées sur les tubes criblées, Mem. de la soc. nationale d. scienc. natur. Cherbourg, 23, 1881, S. 209.

Jeffrey, E. C., The structure and development of the stem in Pteridophytes and Gymnosperms, Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, ser. B, vol 195, S. 119, 1903.

Jennings and Hall, Notes on the structure of Tmesipteris, Proceedings of the Royal Irish Academy Dublin 1891, S. 1.

Jones, The anatomy of the stem of species Lycopodium, Ann. of Botany 12, 1898, S. 558.

Kienitz-Gerloff, Über Wachstum und Zellteilung und die Entwicklung des Embryos von Isoëtes lacustris, Botan. Zeitg. 1881, S. 793.

Kny, Studien über intercellulares Protoplasma, Teil I, Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 22, 1904, S. 29; desgl. Teil II, ebenda, S. 347; desgl. Teil III, ebenda, Bd. 23, 1905, S. 96.

Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel, 1903, Biblioth. botanica. Daselbst weitere Literatur über Endodermis, Kork etc. angegeben.

Lachmann, 1. Recherches sur la morphologie et anatomie des Fougères, Comptes rendus 1885, 101, S. 603

— 2. Sur l'origine des racines laterales dans les Fougères, Comptes rendus 105, 1887, S. 135.

Leavitt, Roothair, cap, sheath of Azolla, Botan. Gazette 34, S. 414, 1902.

Leclerc du Sablon, Sur l'endoderme de la tige des Selaginelles, Journ. de botanique 1889, S. 207.

Linsbauer, 1. Zur Verbreitung des Lignins bei Gefäßkryptogamen, Österr. botan. Zeitschr. 49, S. 317.

— 2. Beiträge zur vergl. Anatomie einiger tropischer Lycopodiaceen, Sitzgsber. d. Acad. Wien, 1. Abt. math. naturw. Klasse. 1898.

Meyer, Arthur, 1. Erstes mikroskopisches Praktikum, Jena, II. Aufl., 1907.

— 2. Praktikum der botan. Bakterienkunde, Jena, 1903.

— 3. Über die Methoden zur Nachweisung der Plasmaverbindungen, Ber. d. deutsch. botan. Gesellschaft, Bd. 15, 1897.

— 4. Naphtolblau als Reagens auf Bakterienfett, Bakteriol. Centralblatt, 1. Abt. 34, 1903.

— 5. Über die Entstehung der Scheidewände in dem sekretführenden, plasmafreien Intercellularraume der Vittae der Umbelliferen, Botan. Zeitg. 1889, S. 341 ff.

Naegeli, Über das Scheitelwachstum der Phanerogamen. Ber. d. 50. Versamml. deutsch. Naturf. und Ärzte in München, 1877, S. 203.

Naegeli und Leitgeb, Entstehung und Wachstum der Wurzeln, Beiträge z. wissensch. Botanik, Leipzig, Heft 4, 1868.

Pfeffer, Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella. Hansteins Bot. Abhandl. Bonn, 1871.

Pitard, 1. Recherches sur l'evolution et la valeur anatomique et taxinomique du pericycle. Bordeaux. Mém. soc. sci. phys. nat. sér. 6, 1901, S. 173.

2. Le pericycle et la taxinomie: — Durée de l'evolution du pericycle. Bordeaux. Actes soc. linn. 1901, 43—50; Valeur anatomique du pericycle, ebenda 61—67.

Poirault, Recherches anatomiques sur les cryptogames vasculaires, Ann. des scienc. nat. Bot., sér. 7, Bd. 18, 1894, S. 113.

Pringsheim, Zur Morphologie der Salvinia natans, Pringsheims Jahrb. III, 1863, S. 484.

Raciborski, Biologische Mittelungen aus Java. Flora 1898, S. 325. Bd. 85.

Reinhardt, Das Wachstum der Pilzhyphen. Pringsheims Jahrb. Bd. 23, 1892.

Rumpf, Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel, Biblioth. botan. 1904, Heft 62. Daselbst weitere Literatur über Farne.

Russow, Vergleichende Untersuchungen etc., Mem. de l'acad. imp. d. sci. de St. Petersburg, sér. 7, Bd. 19, 1873.

Schenk, Über die Auskleidung der Intercellulargänge. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. III, 1885, S. 217.

Schoute, Stelärtheorie, Jena und Groningen 1903.

Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, Abhandl. d. kgl. Acad. Berlin 1882.

Scott and Hill, Structure of Isoëtes hystrix, Ann. of botany, 1900, 14, S. 413.

Sokolowa, Über das Wachstum der Wurzelhaare und Rhizoiden, Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou, 1897.

Solms-Laubach, Der Aufbau des Stockes von Psilotum etc. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg 4, 1884.

Spring, Monographie de la famille des Lycopodiacées, Mem. de l'acad. royale de Belgique, Bd. 15 u. 19, 1842 und 1849.

Strasburger, 1. Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen, Bot. Zeitg. 1873, S. 82.
— 2. Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen, Jena 1891.
— 3. Über Azolla, Jena 1873.
— 4. Coniferen und Gnetaceen, Jena 1872.

van Tieghem, 1. Canaux sécréteurs des Cucurbitacées, Ann. d. scienc. naturelles, Bot., 5. sér. 15, 16, S. 96; 1872.
— 2. Sur quelques points de l'anatomie des cryptog. vascul. Bull. de la soc. bot. de France, 25, 1883, S. 169.
— 3. Sur le dédoublement de l'endodermis dans les cryptog. vascul. Journ. de bot. 1888, S. 404.
— 4. Sur la limite du cylindre central et de l'écorce dans les crypt. vascul., ebenda, S. 369.
— 5. Recherches sur la symmetrie de structure des plantes, Ann. d. sci. nat., Bot. sér. 5, N. 13.
— 6. Traité de botanique, Paris 1891.
— 7. Elements de botanique 1898.

van Tieghem und Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes, Ann. des sci. nat., Bot., sér. 7, 1888.

Tison, Méthode nouvelle de coloration des tissus subereux, Comptes rendus de l'Assoc. franc. pour l'avanc. d. Sciences; Congrès de Boulogne-sur-mer 1899, S. 454.

Treub, 1. Recherches sur les organs de végétation de Sélaginella Martensii, Musée bot. de Leide, Bd. 2, 1877.
— 2. Le meristème primitif de la racine dans les Monocotylédones, Musée botanique de Leide, 2. 3. 1875
— 3. Etudes sur les Lycopodiacées, Ann. du jardin botan. de Buitenzorg, Bd. 4, 5, 7, 8, 1884—1890.

Vladescu, Communication préliminaire sur la structure de la tige des Selaginelles, Journ. de bot. 1889, S. 261

Walter, Über die braunwandigen, sklerotischen Gewebeelemente der Farne, Bibl. botan. 18, 1890.

Wisselingh, Sur les revêtements des espaces intercellulaires, Arch. Néerland d. sci. exact. et nat., Tome 20, 1886 Haarlem, S. 19.

Wojinovic, Beiträge zur Morphologie, Anatomie und Biologie der Selaginella lepidophylla, Dissert. Breslau 1890.

Inhalt.

I. Einleitung.

Angiospermenwurzel S. 1. Rhizodermis S. 1. Hypodermis S. 2. Endodermis S. 2. Rinde S. 2. Vegetationspunkt, Plerom, Periblem S. 2. Peripheres Leitbündelgewebe S. 4. Physiologische Leistung der Endodermis S. 6.

II. Filicales.

Einleitende Bemerkung S. 7. Spitzenwachstum, Entstehung der Endodermis S. 7.

a) Marsiliaceen. Wurzel S. 8. Ihre Entstehung aus der Achse S. 8. Spitzenwachstum S. 9. Epiblem und Rinde S. 10. Endodermis S. 11. Pilularia S. 11. Achse S. 12. Spitzenwachstum S. 12. Epidermis, Rinde S. 12. Endodermis S. 12. Blatt S. 13.

b) Salviniaceen. Wurzel S. 13. Entstehung aus der Achse S. 13. Epiblem S. 14. Rinde und Endodermis S. 15. Achse S. 15. Epidermis, Rinde, Endodermis von Azolla S. 15, von Salvinia S. 15. Blatt von Salvinia S. 16.

III. Selaginellaceen.

Einleitende Bemerkung S. 16. Vermutliche Verwandtschaft S. 17. Achse S. 17. Scheitelwachstum S. 17. Verzweigung S. 19. Epidermis und Rinde S. 19. Endodermis und Trabekulargewebe S. 19. Wurzelträger S. 21. Ihre Entstehung aus der Achse S. 22. Epidermis und Rinde S. 22. Endodermis S. 22. Wurzel S. 23. Scheitelwachstum S. 23. Verzweigung S. 24. Epiblem S. 24. Hypodermen S. 25. Parenchymhypodermis S. 25. Verholzte Hypodermis S. 26. Interkutis S. 26. Mittleres Rindengewebe S. 27. Endodermis S. 28. Primärzellen S. 28. Sekundär- und Tertiärzustand S. 28. Blatt, Ligula S. 32.

IV. Lycopodiaceen.

Einleitende Bemerkung S. 33. Wurzel S. 33. Ihre Entstehung aus der Achse S. 33. Scheitelwachstum S. 35. „Rinde“, „Scheide“ S. 35. Verzweigung S. 36. Innere Wurzeln S. 36. „clavatum“- und „Selago-Gruppe“ S. 36. Epiblem S. 36. Übriges „Rindengewebe“ S. 38. Abtrennung peripherer „Rinden“schichten S. 38. Sekundäre Kutikula S. 39. Auskleidung von Intercellularen S. 39. „Scheide“ in der „clavatum“-Gruppe S. 40, in der „Selago“-Gruppe S. 41. Achse S. 42. Scheitelwachstum S. 42. Epidermis und „Rinde“ S. 43. „Scheide“ S. 43. Plasmaverbindungen S. 44. Blatt S. 44.

V. Psilotaceen.

Einleitende Bemerkung S. 45. Scheitelwachstum S. 45. Epidermis und Rinde S. 46. Endodermis S. 47. Casparyscher Streifen S. 47. Plasmaverbindungen S. 47.

VI. Isoëtaceen.

Einleitende Bemerkung S. 48. Achse S. 48. Wurzel S. 48. Deren Scheitelwachstum S. 48. Verzweigung S 49. Epiblem und Rinde S. 49. Endodermis S. 50. Blatt S. 50. Ligula. S. 51.

Literaturverzeichnis.

Lebenslauf.

Hans Mager, evangelischer Konfession, preußischer Staatsangehöriger, wurde am 11. Nov. 1881 geboren zu Lauban in Schlesien als Sohn des Kaufmannes Paul Mager in Lauban. Er besuchte das Gymnasium seiner Vaterstadt von Ostern 1891 bis Ostern 1901 und verließ es mit dem Zeugnis der Reife. Er widmete sich dem Studium der Naturwissenschaften und studierte von Ostern 1901 bis Herbst 1901 in Innsbruck, von Herbst 1901 an in Marburg. Von Herbst 1903 an war er mit der Abfassung vorliegender Arbeit am Marburger botanischen Institut beschäftigt, und bestand das Examen rigorosum am 30. Jan. 1907. Von Herbst 1905 an bis Ostern 1907 war er als Assistent am botanischen Institut zu Marburg tätig. Seine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten:

In Innsbruck: Clemencic, Heider, Heinricher, Senhofer.

In Marburg: Bauer, Cohen, Fischer, Hess †, Meisenheimer, Arthur Meyer, Natorp, Kayser Korschelt, Kühnemann, Kohl, Richarz, Feußner, Ule, Schenk, Zinke.